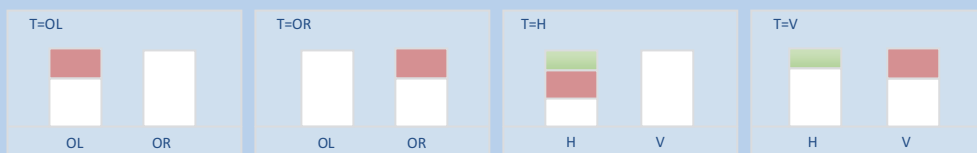
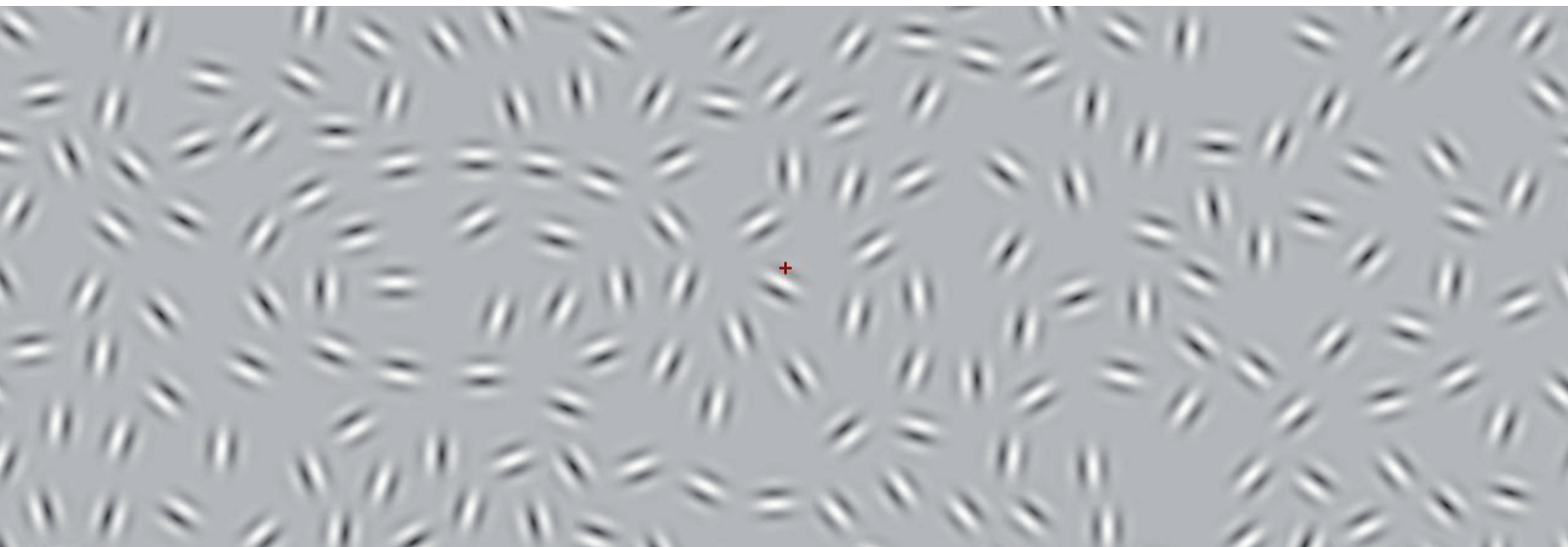


Über die Abhängigkeit lokaler Konturintegration von Bottom-up-, Top-down- und globalen Gestaltprozessen

Kombinierte psychophysikalische und neurophysiologische
Untersuchungen



Marc Schipper

Dissertation



Über die Abhängigkeit lokaler Konturintegration von Bottom-up-, Top-down- und globalen Gestaltprozessen

On the Dependency of Local Contour Integration on
Bottom-up, Top-down and Global Gestalt Processes

Kombinierte psychophysikalische und neurophysiologische Untersuchungen

Marc Schipper

M.Sc. Behavioural and Cognitive Neurosciences

B.Sc. Cognitive Science / Experimental Cognitive Psychology

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades

DOKTOR DER NATURWISSENSCHAFTEN

(Dr.rer.nat.)

vorgelegt dem Fachbereich 02 (Biologie/Chemie)



Universität Bremen

Bremen 2011

1. Gutachter:	Prof. Dr. Manfred Fahle
2. Gutachter:	Dr. Udo Ernst
Dissertationskolloquium:	01.07.2011

„Die Biologie ist wahrlich ein Reich der unbegrenzten Möglichkeiten, wir haben die überraschendsten Aufklärungen von ihr zu erwarten und können nicht erraten, welche Antworten sie auf die von uns an sie gestellten Fragen einige Jahrzehnte später geben würde. Vielleicht gerade solche, durch die unser ganzer künstlicher Bau von Hypothesen umgeblasen wird.“

Sigmund Freud (* 1856, † 1939, aus: *„Jenseits des Lustprinzips“* 1919/1920)

Publikationsliste

Die vorliegende Dissertation beruht auf den mit Stern gekennzeichneten Arbeiten. Die betreffenden Artikel sind zur Veröffentlichung in internationalen neurowissenschaftlichen Zeitschriften eingereicht.

Artikel

(*) **Schipper, M.**, Stecher, H. I., Teiwes, V., Fahle, M. and Ernst, U. (2011). *Local contour integration depends on alignment and orientation of global shapes: Evidence from Psychophysics and Electrophysiology*. Submitted to the Journal of Cognitive Neuroscience.

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U., Stecher, H. I. and Fahle, M. (2011). *Contour Integration is Independently Modulated by Task Demands and Contour Orientation in Early Visual Processing*. Submitted to the Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance.

Taatgen, N. A., Juvina, I., **Schipper, M.**, Borst, J., Martens, S. *Too much control can hurt: A threaded cognition model of the attentional blink*. Cognitive Psychology, Vol. 59 (1), 1-29. (2009)

Publizierte Abstracts

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U., Pawelzik, K. and Fahle, M. (2010). *A Horizontal Bias in Contour Integration: Evidence from Psychophysics and Electrophysiology*. ECVF, Perception, 39 ECVF Supplement, Lausanne (Switzerland) 2010. (Winner of ECVF student Award 2010)

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U., Pawelzik, K. and Fahle M (2009). *Interactions between top-down and stimulus-driven processes in visual feature integration*. Frontiers in Computational Neuroscience. Conference Abstract: Bernstein Conference on Computational Neuroscience. Frankfurt am Main. doi: 10.3389/conf.neuro.10.2009.14.158 (Vortrag)

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U. and Fahle M (2008). *Investigating the interactions between top-down and bottom-up visual processing: The influence of prior expectations on contour integration*. Frontiers in Computational Neuroscience. Conference Abstract: Bernstein Symposium Munich 2008. doi: 10.3389/conf.neuro.10.2008.01.108

Kurzbeiträge

(*) Ernst, U., Rotermund, D., **Schipper, M.** and Fahle, M. (2010). *High-performance classification of contour percepts from EEG recordings*. 20th Annual Computational Neuroscience Meeting / CNS 2011. Stockholm, Sweden.

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U., Stecher, H., Teiwes, V., Pawelzik, K. and Fahle, M. (2010). *A horizontal bias in contour integration: Evidence from psychophysics, electrophysiology and functional MRI*. Leuven Neuropsychology Workshop 2010, Leuven, Belgium.

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U., Teiwes, V. and Fahle, M. (2010). *Local contour integration depends on alignment and orientation of global shapes*. BCCN, Berlin 2010. 2009, Berlin 2009

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U., Pawelzik, K. and Fahle, M. (2009). *Influence of prior expectations on contour integration: Psychophysics and modeling*. 18th Annual Computational Neuroscience Meeting / CNS 2009, Berlin 2009

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U. and Fahle, M. (2009). *How task demands influence contour integration: Electrophysiology and psychophysics*. Summer School: Two Eyes – Two Ears – One System? Bad Bederkesa 2009

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U. and Fahle, M. (2009). *Electrophysiological correlates of contour integration and the influence of prior expectations on contour processing*. 8th Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society / 32nd Göttingen Neurobiology Conference 2009

Schipper, M., Steens, A., Maurits, N., Heerings, M., Heersema, T., van der Hoeven, H., Hoogduin, H., Zijdwind, I. (2007). *The correlation between EMG/force and brain activation during submaximal contractions in patients suffering from multiple sclerosis*. 14th International Student Congress of Medical Science (ISCOMS), Groningen (NL) 2007

Steens, A., **Schipper, M.**, Maurits, N., Heerings, M., Heersema, T., van der Hoeven, H., Hoogduin, H., Zijdwind, I. (2007). *The role of the central nervous system in fatigue in multiple sclerosis patients*. 6th Dutch Endo-Neuro-Psycho Meeting, Doorwerth (NL) 2007

Friese, U., **Schipper, M.**, Schmalhofer, F. (2005). *Visual Background and visual focus as conceptual influences for comprehending spoken sentences*. 15th Annual Meeting of the Society for Text and Discourse, Amsterdam (NL) 2005

Friese, U., **Schipper, M.**, Schmalhofer, F. (2005). *Visueller Hintergrund und Blickausrichtung als Kontexteinflüsse beim Verstehen gesprochener Sätze*. 47. Tagung experimentell arbeitender Psychologen (TeaP), Regensburg 2005

Externe Vorträge

(*) **Schipper, M.**, Ernst, U., Stecher, H., Teiwes, V. and Fahle M (2011). *Local Contour Integration Depends on Alignment and Orientation of Global Shapes: Evidence from Psychophysics, Electrophysiology and functional MRI*. Instituto de Neurologia Cognitiva (INECO), Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina March 2011

(*) **Schipper, M.**, Stecher, H., Teiwes, V., Ernst, U., Pawelzik, K. and Fahle M (2010). *A horizontal bias in contour integration: Evidence from psychophysics, electrophysiology and functional MRI*. 1st Baltic Seminar on Computational Neuroscience, Rügen 2010

(*) **Schipper, M.**, Stecher, H. I., Ernst, U., Pawelzik, K. and Fahle, M. (2009). *Interactions between top-down and stimulus-driven processes in contour integration*. 1st Bremen-Rehovot Workshop on Computational Neuroscience, Weizmann Institute of Science, Department of Neurobiology, Rehovot (Israel) 2009

Schipper, M., Friese, U., Schmalhofer, F. (2005). *The influence of visual perceptions on sentence understanding*. 15th Annual Meeting of the Society for Text and Discourse, Amsterdam (NL) 2005

Kurzbeiträge in Vorbereitung

(*) **Schipper, M.**, Fahle, M., Stecher, H. and Ernst, U. (2011). *Human contour integration is independently biased by global stimulus shape and behavioural task: Evidence from Psychophysics and Electrophysiology*. 34th ECVP, Toulouse (France) 2011.

Inhaltsverzeichnis

1	EINLEITUNG	5
1.1	VISUELLE NEUROWISSENSCHAFTEN	5
1.2	DIE INTEGRATION VON KONTUREN	6
1.3	BOTTOM-UP UND TOP-DOWN PROZESSE.....	6
1.4	KONTURINTEGRATION BEEINFLUSSENDE FAKTOREN	7
2	AUFBAU DES GEHIRNS.....	9
2.1	NEURONEN UND NEURONALE SIGNALÜBERTRAGUNG	9
2.2	GLIAZELLEN	11
2.3	ZNS UND PNS	12
2.4	DIE ANATOMIE DES ZEREBRALEN KORTEX	13
3	VISUELLE INFORMATIONSVERARBEITUNG	15
3.1	VOM AUGE ZUM KORTEX	15
3.1.1	<i>Die Retina</i>	<i>15</i>
3.1.1.1	<i>Die Center-Surround Organisation der Retina</i>	<i>17</i>
3.1.2	<i>LGN</i>	<i>18</i>
3.1.3	<i>Der primäre visuelle Kortex.....</i>	<i>19</i>
3.1.3.1	<i>Kortikale rezeptive Felder.....</i>	<i>20</i>
3.2	EXTRASTRIATALE KORTIKALE VISUELLE AREALE	22
4	DIE WAHRNEHMUNG VON KONTUREN	25
4.1	GESTALTPSYCHOLOGISCHE GRUNDLAGEN.....	25
4.2	KONTURINTEGRATION	27
5	METHODIK.....	33
5.1	EXPERIMENTALPSYCHOLOGIE	33
5.2	PSYCHOPHYSIK.....	35
5.2.1	<i>Die psychometrische Funktion</i>	<i>36</i>
5.2.2	<i>Messung der psychometrischen Funktion.....</i>	<i>38</i>
5.2.3	<i>Die Signal-Entdeckungstheorie</i>	<i>39</i>
5.3	ELEKTROENZEPHALOGRAPHIE (EEG)	42
5.3.1	<i>Ereignis-korrelierte Potentiale</i>	<i>44</i>
5.4	FUNKTIONELLE MAGNETRESONANZTOMOGRAPHIE (fMRT)	46
5.4.1	<i>Die Kartierung visueller Areale</i>	<i>47</i>

5.4.2	<i>Block und Ereignis-Korrelierte Verfahren</i>	49
5.4.3	<i>Fixationskontrolle durch Augenbewegungsanalyse</i>	50
6	ZUSAMMENFASSUNG DER STUDIEN	53
6.1	MOTIVATION UND FRAGESTELLUNG.....	53
6.2	DIE EXPERIMENTE: PSYCHOPHYSIK UND ELEKTROPHYSIOLOGIE.....	54
7	LOCAL CONTOUR INTEGRATION DEPENDS ON ALIGNMENT AND ORIENTATION OF GLOBAL SHAPES	59
7.1	ABSTRACT.....	60
7.2	INTRODUCTION.....	61
7.3	EXPERIMENT 1: METHODS & RESULTS	66
7.4	EXPERIMENT 2: METHODS & RESULTS	76
7.5	EXPERIMENT 3: METHODS & RESULTS	87
7.6	DISCUSSION.....	91
8	CONTOUR INTEGRATION IS INDEPENDENTLY MODULATED BY TASK DEMANDS AND CONTOUR ORIENTATION IN EARLY VISUAL PROCESSING	99
8.1	ABSTRACT.....	100
8.2	INTRODUCTION.....	101
8.3	EXPERIMENT 1: METHODS & RESULTS	105
8.3	EXPERIMENT 2: METHODS & RESULTS	112
8.4	DISCUSSION.....	125
9	FAZIT UND AUSSICHTEN	131
9.1	FAZIT	131
9.3	NEURONALE KORRELATE: EINE GEPLANTE FMRT FOLGE-STUDIE	133
	LITERATURVERZEICHNIS	136
	ABKÜRZUNGEN	148
	DANKSAGUNG	152
	EIGENSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG	156
	CURRICULUM VITAE	158

„Forschen heisst: sehen, was jeder schon gesehen hat, aber dazu denken, was noch keiner gedacht hat.“

Mór Jókai (*ungarischer Schriftsteller und Journalist, * 1825, † 1904*)

1 Einleitung

1.1 Visuelle Neurowissenschaften

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der visuellen Informationsverarbeitung des Menschen. In den letzten Jahrzehnten ist eine interdisziplinäre Wissenschaft entstanden, deren Ziel es ist, die Kognition und deren unterliegende neuronale Informationsverarbeitung zu erforschen und folglich zu verstehen. Die Entstehung dieser neuen wissenschaftlichen Disziplin ist dem Umstand zu verdanken, dass Wissenschaftler verschiedener Fachgebiete realisierten, dass das Verstehen eines solch komplexen Systems wie des Gehirns mehr als einen methodischen bzw. konzeptionellen Ansatzes bedarf. Das Wissen und die Verwendung von Methoden aus verschiedenen Disziplinen ist notwendig. So entstand die kognitive Neurowissenschaft, die u.a. neurobiologische und psychologische wie auch philosophische Paradigmen integriert.

Vorliegende Arbeit verbindet experimentalpsychologische und psychophysikalische mit elektrophysiologischen Methoden mit dem Ziel, neue Erkenntnisse über die visuelle Informationsverarbeitung zu erhalten und ist somit der kognitiven Neurowissenschaft zuzuordnen.

1.2 Die Integration von Konturen

Visuelle Informationsverarbeitung ist natürlich ein sehr umfangreiches Gebiet. Im Rahmen dieser Arbeit wird ein Bereich der visuellen Informationsverarbeitung behandelt, der einen grundlegenden Prozess bei der Erkennung von Objekten darstellt und somit wichtig für die Erstellung unseres visuellen Perzepts per se ist: die Konturintegration. Auf diesen Prozess wird im Weiteren näher eingegangen. An dieser Stelle sei nur gesagt, dass die Konturintegration es ermöglicht, einzelne visuelle Elemente mit ähnlichen Eigenschaften (wie etwa deren Orientierung) als zusammenhängende Kontur wahrzunehmen.

1.3 Bottom-up und Top-down Prozesse

An dieser Stelle sollen zwei wichtige, voneinander zu unterscheidende Prozesse, deren Kenntnis wichtig für das Verständnis dieser Arbeit ist, kurz eingeführt werden:

- *Bottom-up Prozesse* (auch stimulus-driven oder datengesteuert genannt):

Prozess der Aufnahme sensorischer Informationen und deren Weiterleitung zum Gehirn

- *Top-down Prozesse* (auch konzeptgesteuert genannt):

Prozesse, die die Auswahl, Organisation oder Interpretation von sensorischen Informationen beeinflussen (z.B. Vorwissen oder Erwartungen)

(Gerrig & Zimbardo, 2008)

1.4 Konturintegration beeinflussende Faktoren

Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Studien beschäftigen sich mit der Frage, ob und wie verschiedene Faktoren den Prozess der Konturintegration und deren zugrunde liegende Mechanismen beeinflussen bzw. modulieren. Diese Faktoren sind z.B. die Orientierung von Konturen (bottom-up) sowie die Lenkung selektiver visueller Aufmerksamkeit auf bestimmte Konturen (top-down). Im Verlauf der Arbeit wird sich zeigen, dass diese Faktoren durchaus einen Einfluss auf den Prozess der Konturintegration haben (sowohl auf Verhaltensebene als auch auf neuronaler Ebene).

Zunächst werden aber im Folgenden grundlegende Kenntnisse über die neuronale Informationsverarbeitung vermittelt, insbesondere wird auf die Verarbeitung von visuellen Informationen eingegangen. Ausserdem wird die Konturintegration näher erklärt, sowie die in den Studien verwendete Methodik erläutert.

2 Aufbau des Gehirns

‘The brain in a nutshell‘

Eine kurze Einführung in die neuronale Signalübertragung und die Anatomie des zerebralen Kortex des Menschen

2.1 Neuronen und neuronale Signalübertragung

Neuronen stellen die signalverarbeitenden Einheiten im Nervensystem dar. Sie bestehen aus dem Zellkörper (Soma), dem Axon und den Dendriten. Wie in fast jeder Zelle beinhaltet der Zellkörper des Neurons den Zellkern (Nukleus), das endoplasmatische Retikulum, die Ribosomen, die Mitochondrien, den Golgi-Apparat sowie weitere intrazelluläre Organellen. Diese Komponenten sind umgeben von einer Lipid-Doppelschicht, die den Intrazellulärraum vom Extrazellulärraum trennt und die neuronale Membran bildet.

Dendriten sind verzweigte Fortsätze, die über Synapsen Informationen von anderen Neuronen empfangen. Axone sind Zellfortsätze, die durch die Übertragung von elektrischen Signalen Informationen weitergeben.

In der Regel sind Axone von einer Myelinschicht umgeben, die für eine schnelle Übertragung von Informationen sorgt.

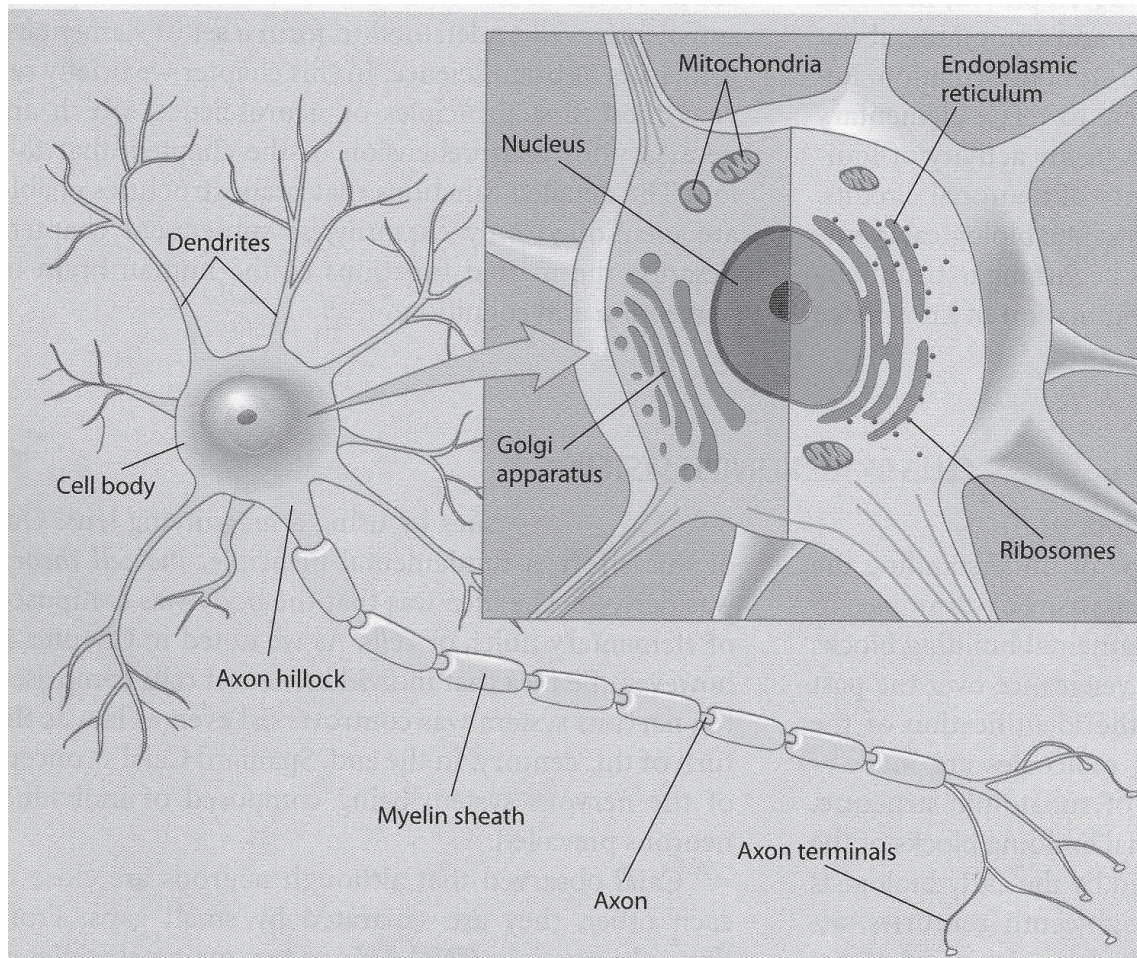


Abb. 1: Darstellung des Neurons mit Dendriten und myelinisiertem Axon (Quelle: Gazzaniga, Ivry & Mangun 1998, S. 24)

Es können 3 Hauptklassen von Neuronen unterschieden werden:

sensorische Neuronen: transportieren Signale zum zentralen Nervensystem (ZNS) (afferent)

motorische Neuronen: transportieren Signale zum Körper (efferent)

Interneuronen: bilden Verbindungen zwischen Neuronen, sind weder den sensorischen, noch den motorischen Neuronen zuzuordnen

Für das Übertragen von Informationen benutzt das Nervensystem elektrochemische Signale. Hierfür sind Veränderungen im Membranpotential der einzelnen Zellen notwendig. Diese Veränderungen werden durch den Zu- und Abfluss von elektrisch geladenen Teilchen (Ionen) durch die Zellmembran realisiert. Dieser Durchfluss von

Ionen wird durch in die Membran eingelagerte Ionenkanäle ermöglicht. Es werden elektrisch und chemisch gesteuerte Ionenkanäle unterschieden. Solange keine Einflüsse von außen auf eine Nervenzelle einwirken, bleibt ihr Membranpotential konstant: diesen Zustand nennt man Ruhepotential. Depolarisiert die Membran über einen kritischen Wert hinaus, entsteht ein Aktionspotential. So wird die Leitung elektrischer Signale und hiermit die neuronale Informationsverarbeitung ermöglicht.

2.2 Gliazellen

Neben den Neuronen findet sich im zentralen wie auch im peripheren Nervensystem eine zweite Art von Zellen: die Gliazellen.

Es wurde lange Zeit davon ausgegangen, dass Gliazellen keine signalübertragenden Funktionen übernehmen. Mittlerweile wird vermutet, dass neben den Neuronen auch die sogenannten Astrozyten bei der Signalverarbeitung eine Rolle spielen. Im Folgenden werden kurz die verschiedenen Typen von Gliazellen sowie einige ihrer bisher bekannten Funktionen aufgelistet:

<i>Astrozyten:</i>	Sie stellen Kontakt zwischen Neuronen und den Blutgefäßen her
<i>Oligodendrozyten:</i>	Sie myelinisieren die Axone im zentralen Nervensystem. Ein Oligodendrozyt kann <i>die Axone von mehreren Neuronen</i> myelinisieren
<i>Schwannzellen:</i>	Sie sorgen für die Myelinisierung im peripheren Nervensystem. Eine Schwannzelle produziert Myelin für <i>ein Axon eines</i> peripheren Nervs
<i>Mikroglia:</i>	Sie bilden das Immunsystem des zentralen Nervensystems und spielen eine wichtige Rolle bei Beschädigungen des Systems

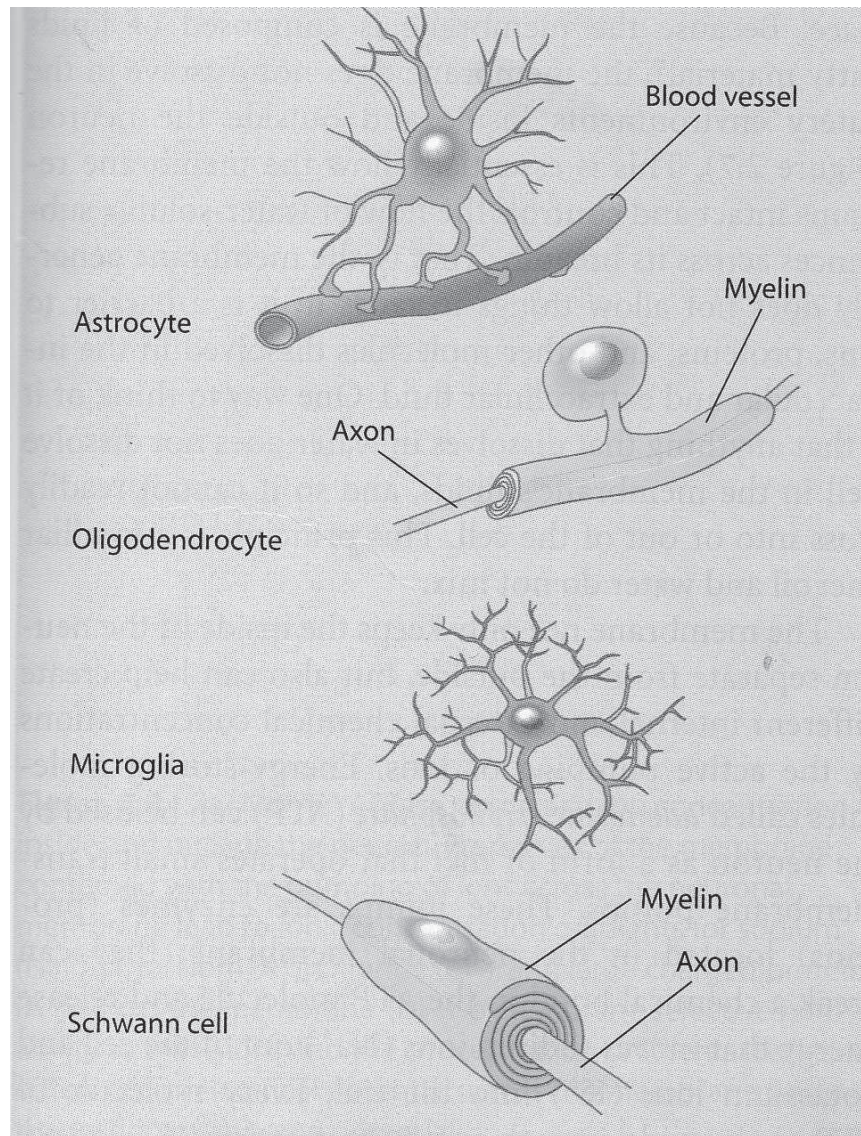


Abb. 2: Gliazellen (Quelle: Gazzaniga, Ivry & Mangun 1998, S. 27)

2.3 ZNS und PNS

Das zentrale Nervensystem (ZNS) besteht aus dem Gehirn und Rückenmark. Das periphere Nervensystem (PNS) ist ein Netzwerk aus sensorischen und motorischen Neuronen, die eine Verbindung zwischen dem ZNS und dem Körper bilden.

2.4 Die Anatomie des zerebralen Kortex

Der zerebrale Kortex kann in vier Bereiche, sogenannte Lappen, unterteilt werden. Diese sind durch anatomische Landmarken voneinander getrennt. Die vier Bereiche haben verschiedenen Funktionen. Folgende Lappen werden unterschieden:

- *Frontal-Lappen* (u.a. Planung und exekutive Funktionen, Motorik)
- *Parietal-Lappen* (u.a. Somatosensorik)
- *Temporal-Lappen* (u.a. auditorische Informationsverarbeitung)
- *Okzipital-Lappen* (visuelles System)

In der vorliegenden Arbeit wird vor allem der Okzipital-Lappen behandelt, da dieser hauptsächlich mit der Verarbeitung visueller Informationen beschäftigt ist.

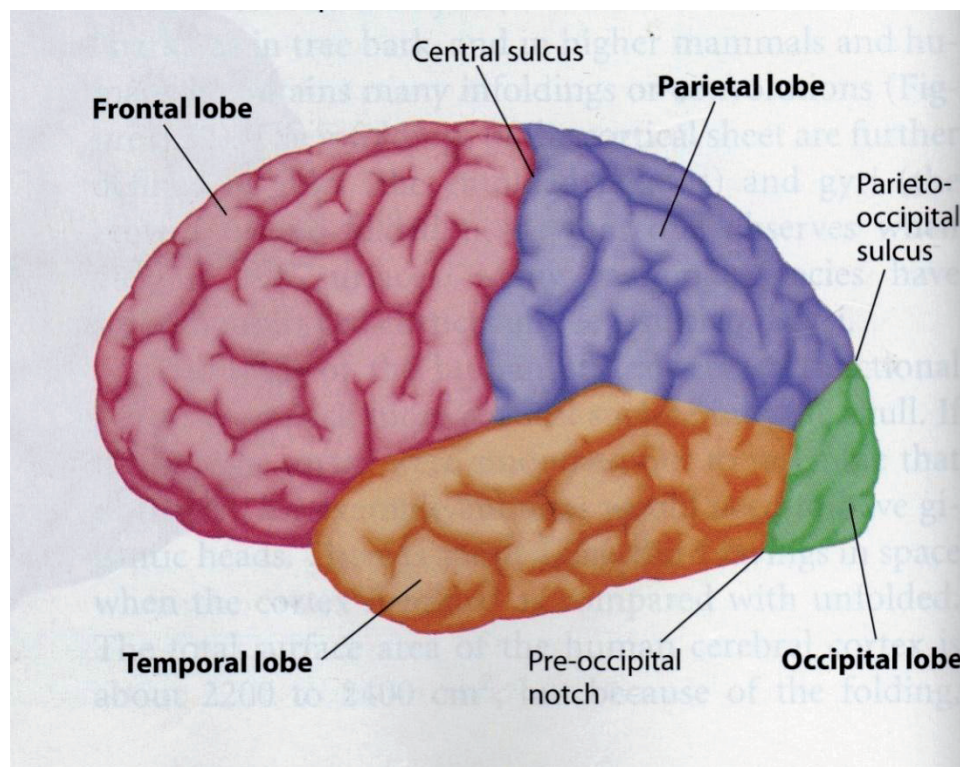


Abb. 3: Zerebraler Kortex unterteilt in vier Lappen (Quelle: Gazzaniga, Ivry & Mangun 1998, S. 46)

3 Visuelle Informationsverarbeitung

Eine kurze Einführung in die visuelle Informationsverarbeitung im menschlichen Gehirn

3.1 Vom Auge zum Kortex

Der Weg der visuellen Informationen vom Auge bis zum Kortex wird auf den folgenden Seiten skizziert.

3.1.1 Die Retina

Um Objekte zu erkennen benötigen wir sensorische Detektoren, die auf Licht reagieren. Diese Detektoren sind die sogenannten Photorezeptoren, welche die Retina bilden. Die Retina ist eine Schicht aus Neuronen im Innern des Auges. Jeder Photorezeptor enthält licht-sensitive Moleküle, die Photopigmente. Wir unterscheiden zwei Arten von Photorezeptoren, die Stäbchen (Rods) und die Zapfen (Cones). Stäbchen sind am effizientesten in der Nacht, wenn wenig Licht vorhanden ist. Zapfen sind hauptsächlich tagsüber aktiv und wichtig für das Farbsehen. Sie unterscheiden sich in der Sensitivität ihrer Photopigmente gegenüber unterschiedlichen Wellenlängen des sichtbaren Lichts. Einfach ausgedrückt unterscheiden wir in Bezug auf die Farbwahrnehmung drei Arten

von Photorezeptoren, deren Absorptionsspektra Maxima im roten, grünen oder blauen Wellenlängenbereich liegen.

Stäbchen und Zapfen sind nicht gleichmäßig über die Retina verteilt. Stäbchen finden sich über die ganze Retina verteilt, Zapfen finden sich hauptsächlich im Bereich nahe der Fovea, dem Zentrum der Retina.

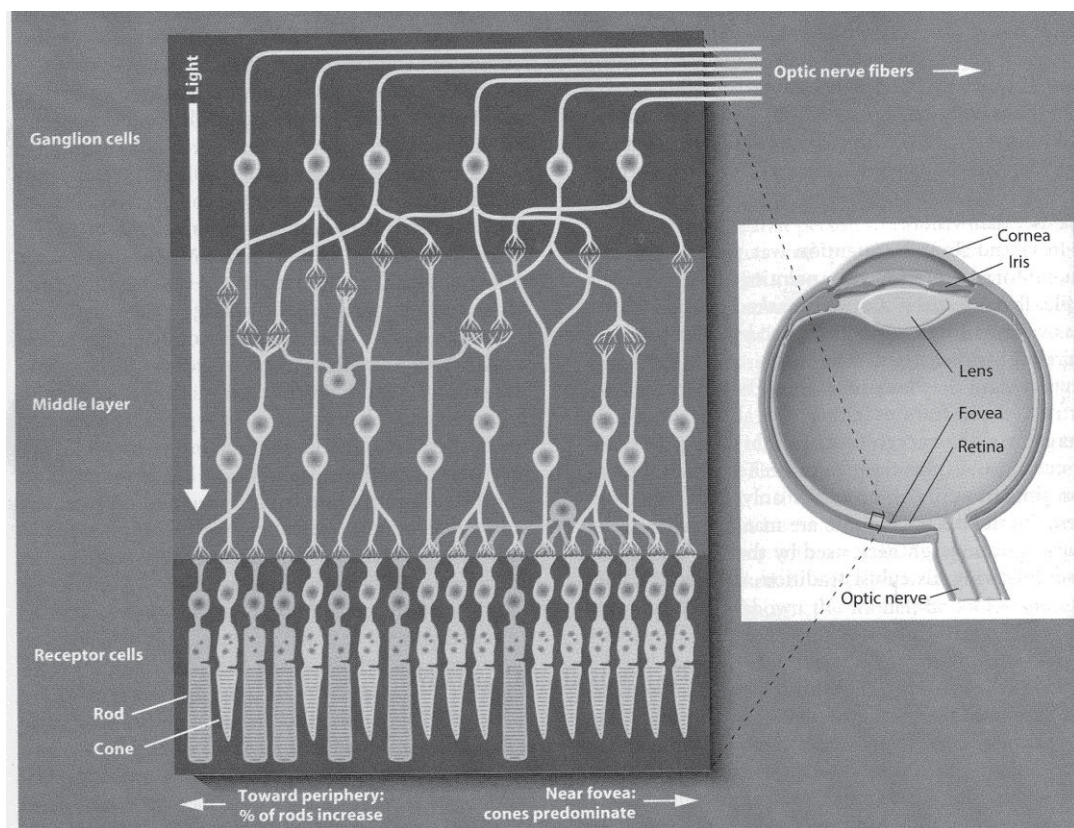


Abb. 4: Anatomie des Auges und der Retina (Quelle: Gazzaniga, Ivry & Mangun 1998, S. 124)

Das visuelle System kann in mehrere Kanäle gegliedert werden. Diese Gliederung beginnt retinal. Es gibt verschiedene Formen von Ganglienzellen in der Retina. Neunzig Prozent dieser Zellen sind sogenannte M- (10 %) und P-Zellen (80 %), die zugehörigen Bahnen werden oft als M- und P-Bahnen bezeichnet. Die verbleibenden 10 % der retinalen Ganglion Zellen teilen sich in mindestens 8 weitere Typen auf (Rodiek, 1988). M-Zellen weisen eine größere Lichtempfindlichkeit als P-Zellen auf und zeigen im Gegensatz zu diesen kaum Farbempfindlichkeit.

3.1.1.1 Die ‚Center-Surround‘ Organisation der Retina

Jede Ganglienzelle ist über bi-polare Zellen mit Photorezeptoren verbunden. Die Aktivität der Ganglienzellen wird durch Stimulation eines zu diesen Photorezeptoren korrespondierenden Bereichs der Retina verändert. Dieser Bereich der Retina wird rezeptives Feld der Ganglienzelle genannt. Die Geometrie des rezeptiven Feldes wird durch ein Zentrum und ein Umfeld charakterisiert (Zentrum-Umfeld-Organisation).

Man unterscheidet zwei Typen dieser Ganglienzellen: Wenn in das Zentrum des rezeptiven Feldes fallendes Licht die Ganglienzelle stimuliert (ON-response) und in die Umgebung fallendes Licht die Zelle inhibiert (OFF-response), handelt es sich um ON-Zentrum-Ganglienzellen. Diese machen etwa die Hälfte der Ganglienzellen aus. Bei der anderen Hälfte handelt es sich um OFF-Zentrum-Ganglienzellen.

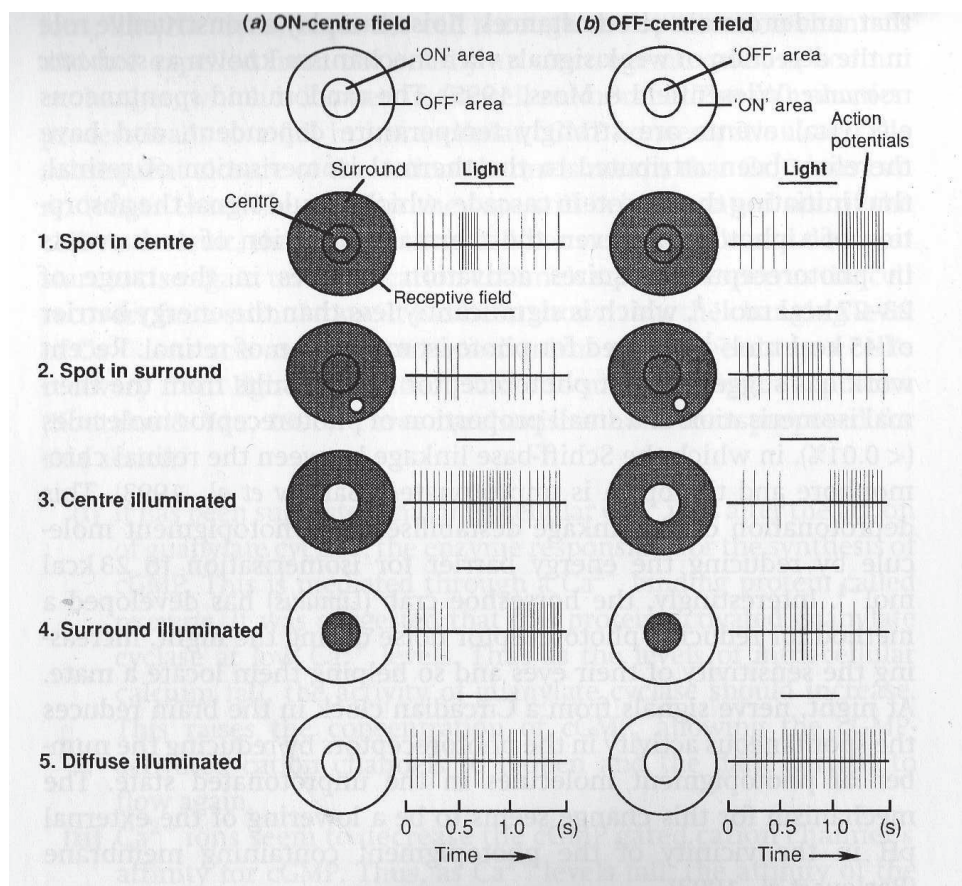


Abb. 5: Antwortverhalten der retinalen Ganglienzellen auf verschiedenen Stimuli (Quelle: Tovée 2008, S. 34)

3.1.2 LGN

Die Axone aller retinalen Ganglionzellen bilden gemeinsam den optischen Nerv. Dieser projiziert zum dorsalen Corpus Geniculatum Laterale (CGL, engl. Lateral Geniculate Nucleus, LGN). Vor dem Erreichen des CGL kreuzen sich die Nerven beider Augen und bilden das optische Chiasma. Dieses ist mit einer Weiche zu vergleichen, die die Informationen so weiterleitet, dass jede Hemisphäre Informationen von der entgegengesetzten (kontralateralen) Seite der visuellen Szene erhält. Der CGL besteht aus sechs Schichten (Layers). Die inneren zwei Schichten erhalten Eingänge von den M-Zellen und nennen sich magnozellular, die äußeren vier Schichten erhalten Eingänge von den P-Zellen und nennen sich parvozellulär. Jede Schicht erhält Informationen von nur einem Auge: Schicht 2, 3 und 5 vom Auge auf der gleichen Seite des CGL, Schicht 1, 4 und 6 vom Auge auf der entgegengesetzten Seite (Tovée 2008).

Die topographische Anordnung der rezeptiven Felder der Ganglienzellen in der Retina wird im CGL beibehalten.

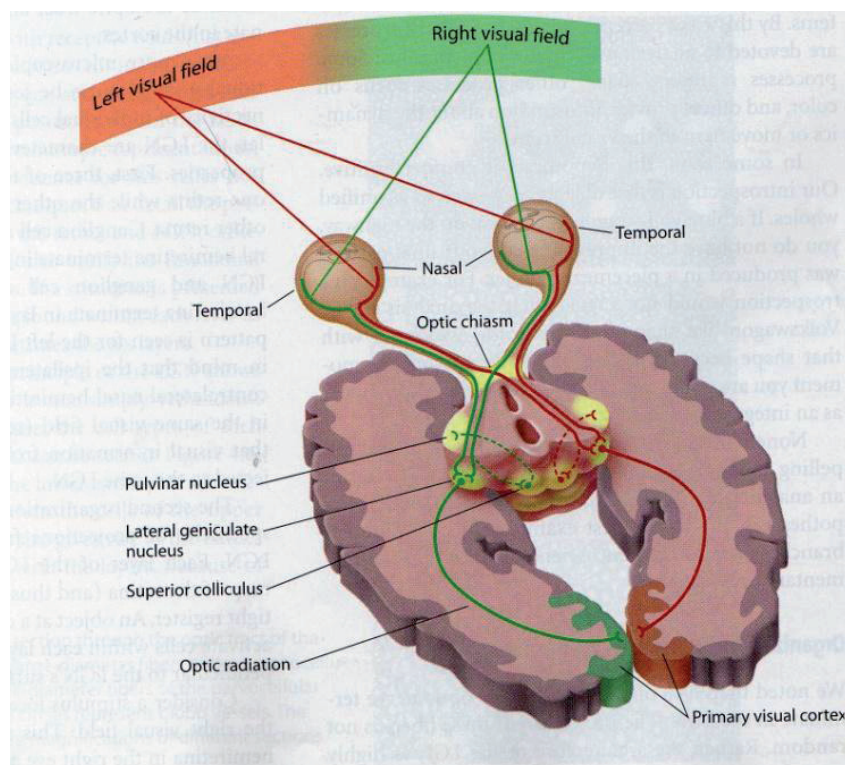


Abb. 6: Projektionswege des visuellen Systems (Quelle: Gazzaniga, Ivry & Mangun 1998, S. 125)

3.1.3 Der primäre visuelle Kortex

Die Neuronen des CGL projizieren hauptsächlich zum primären visuellen Kortex (auch bekannt als V1 oder striärer Kortex). Weitere visuelle Areale sind u.a. V2, V3, V4 und MT, zusammengefasst unter der Bezeichnung extrastriärer Kortex.

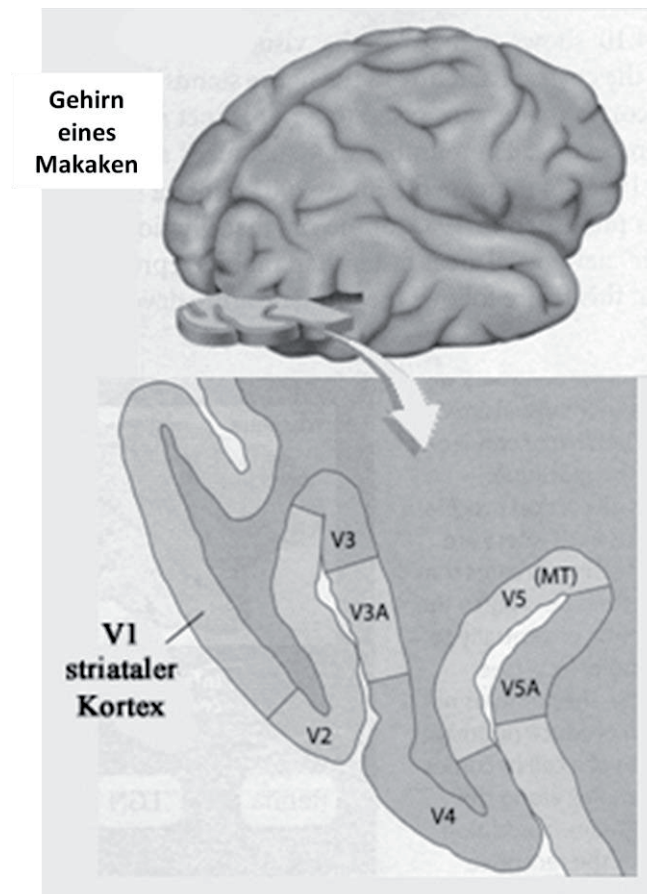


Abb. 7: Die frühen visuellen Areale (verändert nach Gazzaniga, Ivry & Mangun 1998, S. 134)

Der primäre visuelle Kortex (V1) besteht aus sechs Schichten sowie verschiedenen Sub-Schichten. Die Axone der CGL Neurone enden insbesondere an kortikalen Neuronen in Schicht 4 des primären visuellen Kortex. Von hier aus werden die visuellen Informationen zur weiteren Verarbeitung an andere striäre und extrastriäre Regionen weitergeleitet.

V1 ist retinotop organisiert und beinhaltet säulenförmige Regionen, die sogenannten Blobs. Die Bereiche, die die Blobs umgeben, nennen sich Interblob-Regionen. Die meisten Zellen in diesen Regionen reagieren auf Reize mit definierten Orientierungen wie

Linien oder Balken und haben kleine rezeptive Felder. Sie zeigen großteils keine Reaktion auf Farbe. Zellen in den Blob-Bereichen reagieren hingegen auf Farbe.

3.1.3.1 Kortikale rezeptive Felder

In V1 finden sich zwei Hauptklassen von Neuronen, einfache und komplexe Zellen. Einfache Zellen reagieren auf die Präsenz einer Kante in ihrem rezeptiven Feld und sind orientierungsselektiv. Sie erhalten ihre Informationen von den Zellen des LGN mit konzentrischen rezeptiven Feldern.

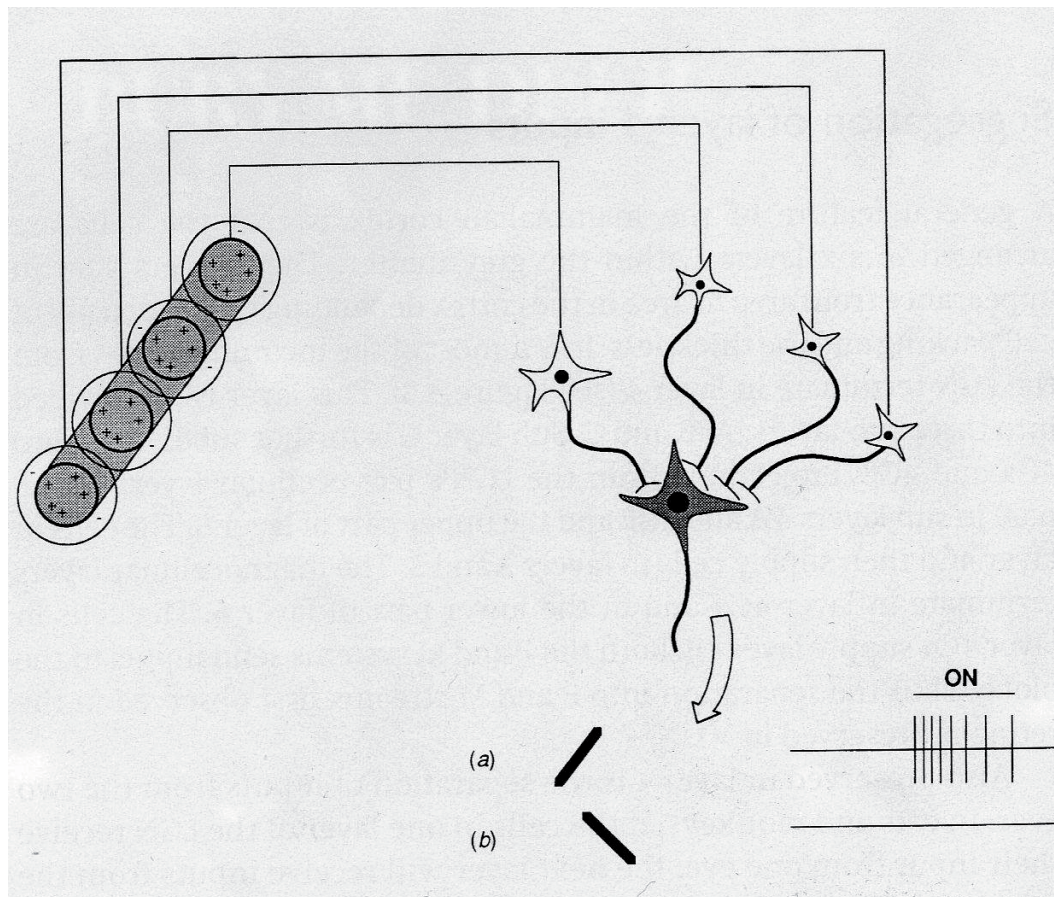


Abb. 8: Eine orientierungsselektive ‚einfache‘ Zelle (dunkelgrau), die Eingänge von verschiedenen Center-Surround Zellen (hellgrau) erhält. Die Präsentation eines Balkens mit einer Orientierung, die die exzitatorischen Zentren der Center-Surround Zellen stimuliert, wird diese einfache Zelle maximal erregen. Ein wie in (a) orientierter Balken wird die Zelle stimulieren, ein wie in (b) orientierter Balken hingegen nicht (Quelle: Tovée 2008, S. 80).

Vermutlich empfangen komplexe Zellen ihre Informationen von einfachen Zellen, ihre Antwortcharakteristik basiert auf der Integration verschiedener überlappender rezeptiver Felder einfacher Zellen.

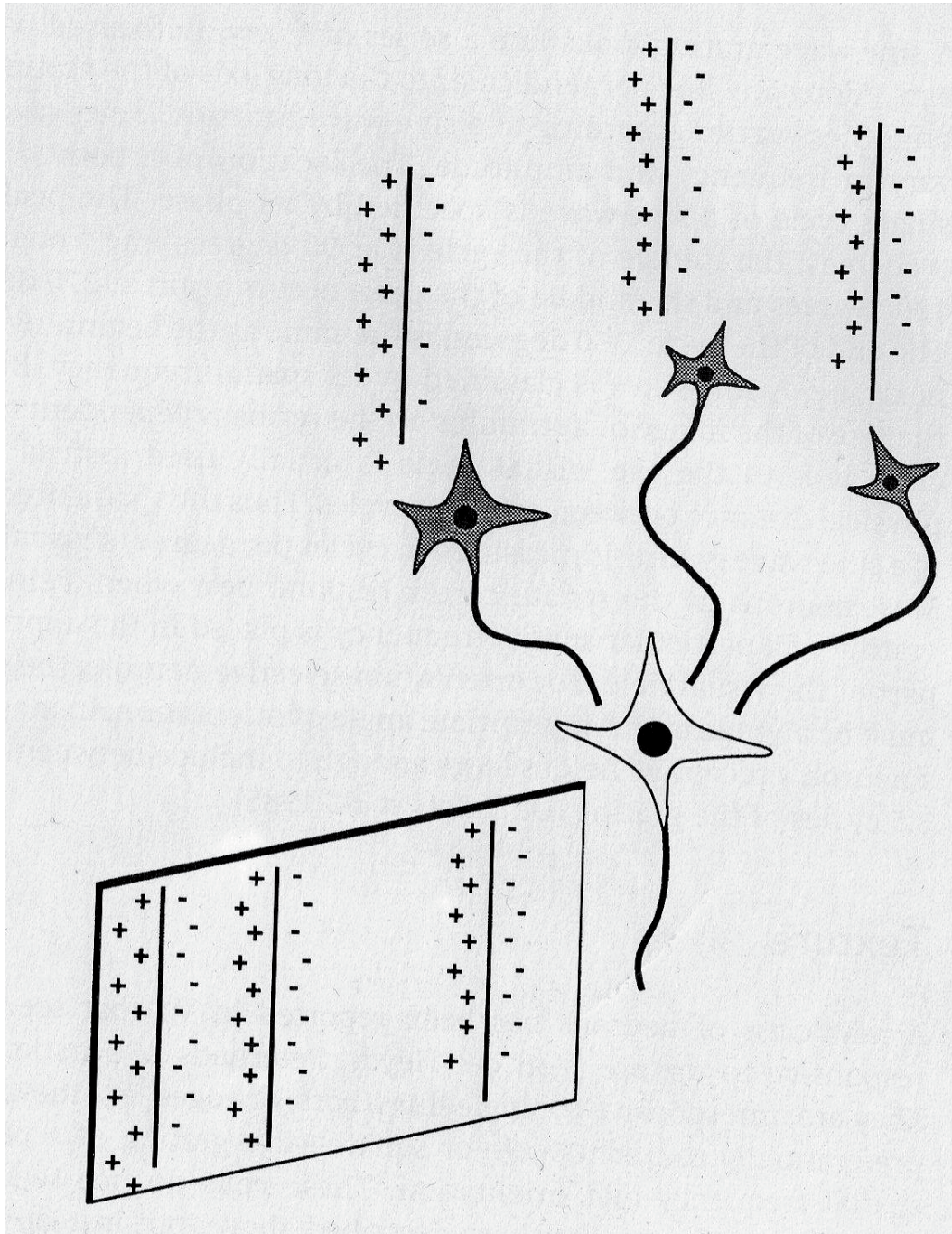


Abb. 9: Organisation des rezeptiven Feldes einer komplexen Zelle in V1. Diese Zelle (hellgrau) reagiert auf Balken mit einer bestimmten Orientierung und erhält exzitatorischen Input von verschiedenen orientierungsselektiven einfachen Zellen (dunkelgrau) (Quelle: Tovée 2008, S. 81).

Zusätzlich zu den simplen und komplexen Zellen findet sich in V1 auch eine Klasse von Zellen, deren rezeptive Felder vergleichbar mit denen der Zellen im LGN und in der Retina sind. Diese finden sich ausschließlich in Schicht 4, wo die meisten LGN-Projektionen ankommen.

3.2 Extrastriatale kortikale visuelle Areale

3.2.1 V2

Die meisten Projektionen von V1 gehen nach Areal V2. Wie auch in V1 sind in V2 verschiedene Merkmale in Karten organisiert. Im Vergleich zu V1 reagieren aber viele Zellen in V2 gleichermaßen auf illusorische Konturen wie auf Kanten (Kandel, Schwartz & Jessel, 2000). Dies deutet darauf hin, dass V2 eine komplexere Analyse von Konturen als V1 durchführt.

3.2.2 V3

In V3 finden sich viele orientierungsselektive Zellen. Desweiteren befinden sich in V3 aber auch farb- und bewegungsselektive Zellen. Somit wird V3 eine Rolle bei der Farb- und Formverarbeitung, aber auch bei der Bewegungsverarbeitung zugeschrieben.

3.2.3 V4

Lange galt V4 als hauptsächlich farbverarbeitendes Areal, da Zellen in V4 sich durch ihre Farbselektivität auszeichnen. Desweiteren reagieren Zellen in V4 aber auch auf Orientierungsunterschiede von Reizen (Kandel, Schwartz & Jessel, 2000). Somit wird dem visuellen Areal V4 nun eine bedeutende Rolle unter anderem in der Farb- und Formwahrnehmung zugeschrieben.

3.2.4 V5 / MT

V5 ist auch als middle temporal visual area (MT) bekannt und maßgeblich involviert in die Bewegungswahrnehmung. Hinweise hierauf geben etwa Läsionsstudien, die zeigen,

dass MT Läsionen mit Problemen in der Bewegungswahrnehmung einhergehen (Kandel, Schwartz & Jessel, 2000).

3.2.5 LOC

Ein weiteres, gerade für die Objektwahrnehmung relevantes Areal ist der laterale okzipitale Complex (LOC), der sich im lateralen okzipitalen Kortex befindet und sich bis in den temporalen Kortex zieht. Er scheint in die Analyse der wahrgenommenen Objektform und in weitere Prozesse der Form- und Objektwahrnehmung involviert zu sein (Kourtzi & Kanwisher, 2000).

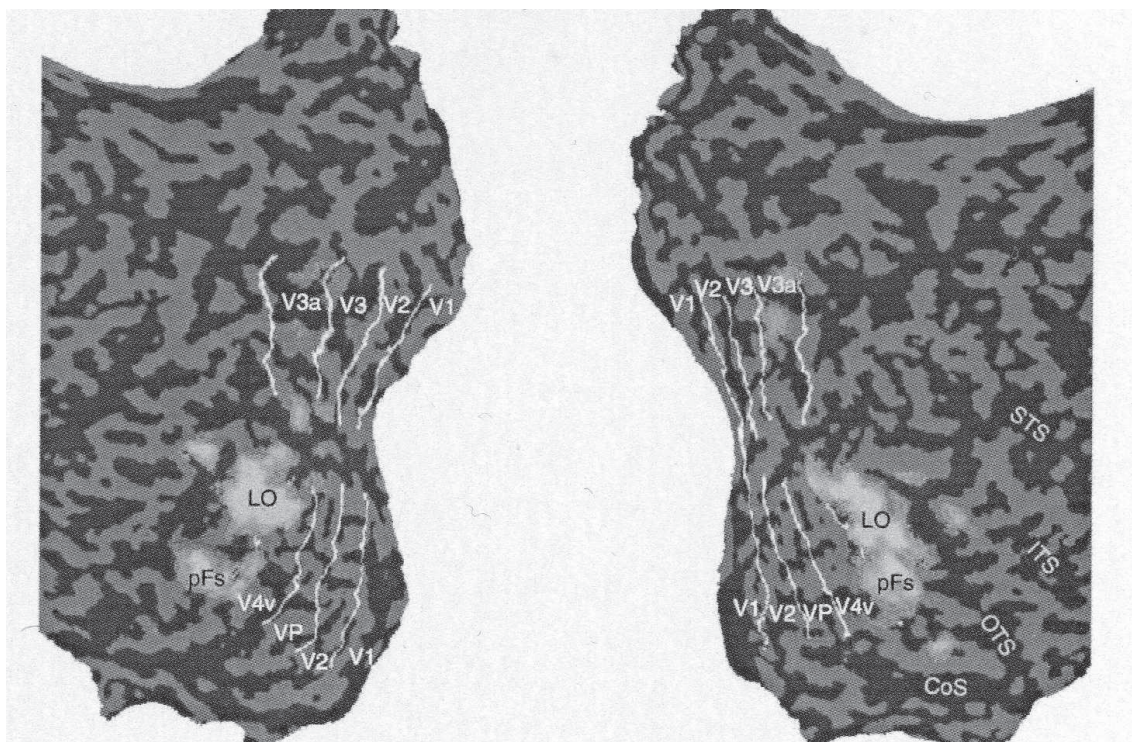


Abb. 10: Funktionale Aktivationskarten mit frühen visuellen Arealen und LOC (Quelle: Altmann, Bühlhoff & Kourtzi 2003). Die Kartierung visueller Areale wird durch die funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT) ermöglicht. Eine Beschreibung der fMRT sowie der Kartierung visueller Areale findet sich in Kapitel 5.

Vom visuellen Kortex werden die vorverarbeiteten Informationen über den dorsalen und den ventralen Pfad an höhere kortikale Areale weitergeleitet. Auf diese Systeme soll hier nicht weiter eingegangen werden.

4 Die Wahrnehmung von Konturen

Ein wichtiger Prozess bei der Wahrnehmung visueller Szenen ist die Herauslösung von Objekten aus ihrem Hintergrund. Um Objekte als solche zu erkennen und vom Hintergrund sowie von anderen Objekten zu unterscheiden, muss das Gehirn entscheiden, welche lokalen Merkmale wie zum Beispiel Kantenelemente zusammengehören, und welche nicht. Ein Prozess, der hilfreich ist, um dies zu ermöglichen, ist die Konturintegration. Sie bildet somit eine Grundlage der Form- und Objektwahrnehmung. Die Konturintegration soll in diesem Kapitel eingeführt werden.

4.1 Gestaltpsychologische Grundlagen

Das Ganze ist mehr als die Summe der einzelnen Teile: Diese Aussage trifft den Prozess der visuellen Wahrnehmung sehr gut, da es hier nicht ausreicht, die vielen visuellen Informationen zu summieren, die das Gehirn von der Außenwelt erhält. Es muss vielmehr eine ganze Reihe komplexer Operationen durchführen, um als Resultat ein oder mehrere verschiedene Objekten zu repräsentieren und zu unterscheiden, um uns die Welt erkennen zu lassen. Die Frage, wie einzelne Teile als zusammengehörig wahrgenommen werden, stellten sich schon vor langer Zeit die Gestaltpsychologen. Sie formulierten die Gestaltgesetze der Wahrnehmungsorganisation oder kurz die Gestaltprinzipien

(Wertheimer 1923, Westheimer 1999). Im Sinne der Gestaltpsychologie bedeutet der Term Gestalt ‚Ganzheit‘. Die Gestaltpsychologie beschreibt die Wahrnehmung als interpretativen Prozess. Man kann diese Beschreibung auf den einleitenden Satz anwenden und ihn wie folgt umformulieren: Das Ganze ist die Summe der vom Gehirn interpretierten und auf dessen Interpretation sowie auf bestimmten Gesetzen basierte Zusammenführung einzelner Teile. Abbildung 11 stellt verschiedene Gestaltprinzipien anschaulich dar.

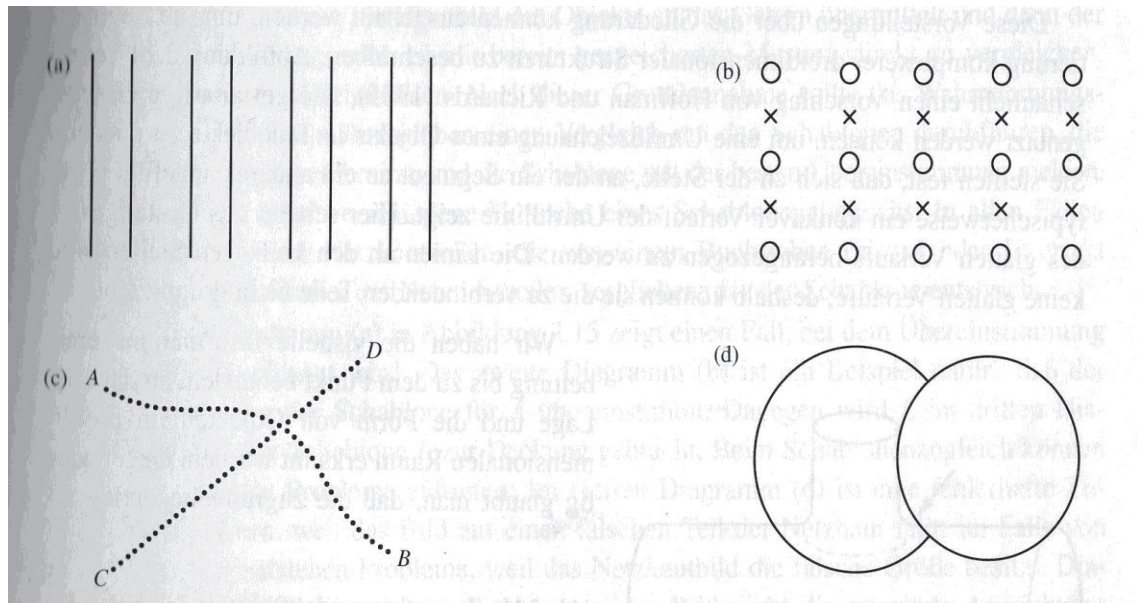


Abb. 11: Darstellung der Gestaltgesetze der Wahrnehmungsorganisation: (a) das Gesetz der Nähe, (b) das Gesetz der Ähnlichkeit, (c) das Gesetz des glatten Verlaufs bzw. der guten Fortsetzung und (d) das Gesetz der Geschlossenheit (Quelle: Anderson 2001, S. 47).

Die Konturintegration findet ihren Ursprung in der Gestaltpsychologie. Sie basiert auf dem Gesetz der guten Fortsetzung. Dieses beschreibt, dass Teilelemente wie Punkte oder orientierte Striche, die, wenn man sie verbinden würde, eine gerade oder sanft geschwungene Linie ergeben, als zusammengehörig wahrgenommen werden (Goldstein 2002, S. 195). Um den Zusammenhang zwischen diesem Gestaltprinzip und dem Konturintegrationsparadigma zu veranschaulichen, zeigt Abbildung 12 ein Beispiel für einen typischen in der Konturintegrationsforschung verwendeten Reiz.

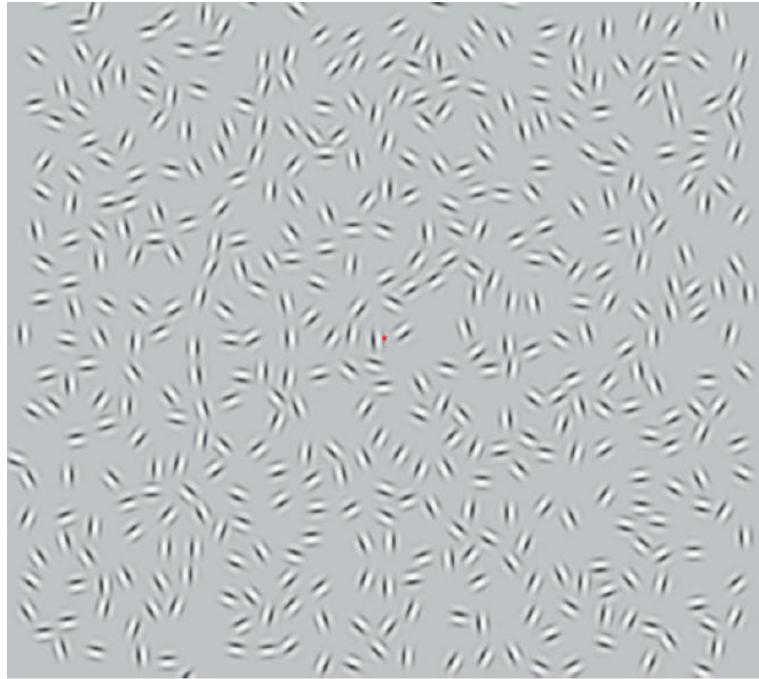


Abb. 12: Beispiel für einen in der Konturintegrationsforschung verwendeten Reiz. Zu sehen ist eine in ein Feld von Gaborelementen eingebettete vertikale Ellipse, deren Erkennung durch das Gestaltprinzip der guten Fortsetzung ermöglicht wird.

4.2 Konturintegration

Der Begriff Konturintegration bezeichnet den Prozess der Gruppierung kollinear ausgerichteter Kantenelemente zu einem kohärenten Perzept einer Kontur. Durch diesen Prozess können durch das Finden von Grenzlinien Objekte voneinander abgesetzt werden, weshalb die Konturintegration eine wichtige Rolle bei der Bildsegmentierung und somit in der visuellen Wahrnehmung spielt.

Die Eigenschaften und Mechanismen der Konturintegration wurden schon in zahlreichen Studien untersucht. Die Integration von Konturen beruht auf dem Gestaltgesetz der guten Fortsetzung, welches im vorherigen Abschnitt beschrieben wurde. So hilft zum Beispiel die kollineare Ausrichtung der Orientierung von Kantenelementen der Integration dieser zu Konturen. Verschiedene Faktoren beeinflussen hierbei die Salienz einer Kontur. Diese sind unter anderem die Präzision der Ausrichtung, der Abstand zwischen den Konturelementen, die Krümmung der Kontur (Hess, Hayes & Field, 2003) und die Anzahl der Elemente (Braun, 1999). In Abbildung 13 sind diese Faktoren dargestellt.

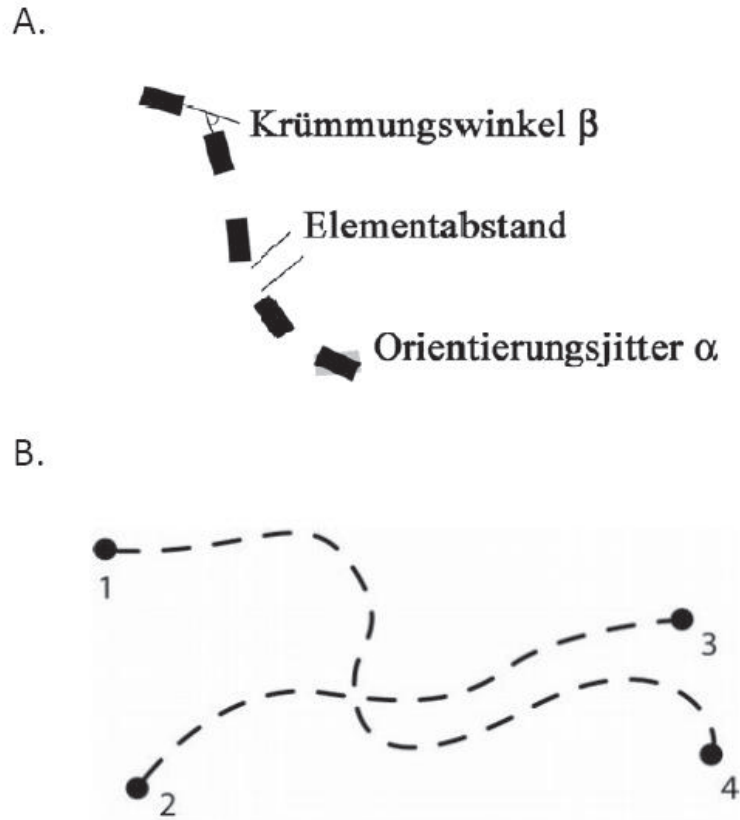


Abb. 13: A.: Die Salienz einer Kontur beeinflussende Faktoren. B.: Darstellung des Gestaltgesetzes der guten Fortsetzung (siehe auch Abb. 11).

Mit dem Assoziationsfeld wurde ein einflussreiches Konzept in das Gebiet der Konturintegration eingeführt (Field, Hayes, & Hess, 1993; Marr & Hildreth, 1980; Williams & Thornber, 2001). Dieses quantifiziert, wie wahrscheinlich es ist, dass zwei Kantenelemente mit spezifischen Positionen und Orientierungen im visuellen Feld zu einer Kontur gehören. Mathematisch definiert das Assoziationsfeld eine rein lokale Gruppierungsregel, die einen Grossteil der über die Konturintegration gewonnenen experimentellen Ergebnisse erklären kann (Hansen & Neumann, 2008; Li, 1998; Mundhenk & Itti, 2005; Ursino & La Cara, 2004). Die Regeln für die Konstruktion eines Assoziationsfeldes werden in Abbildung 14 verdeutlicht.

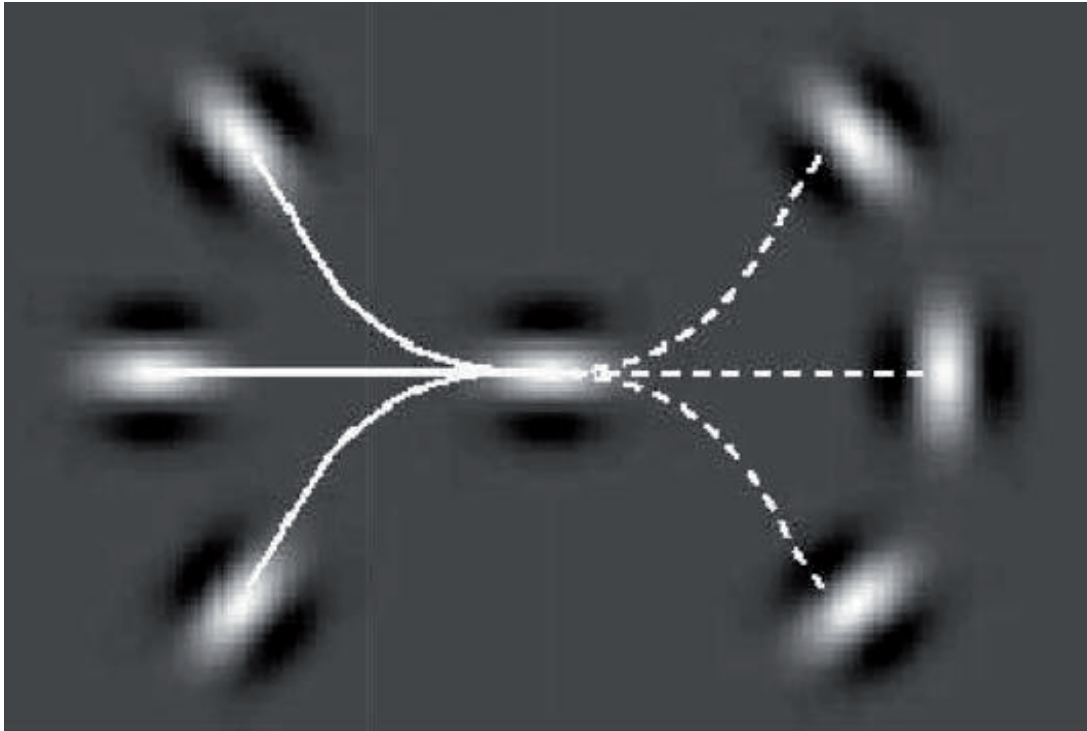


Abb. 14: Das Assoziationsfeldmodell (Field, Hayes, & Hess, 1993) definiert die geometrischen Gegebenheiten, die zur Integration von Kantenelementen zu einer Kontur notwendig sind. Die Orientierung einer Zelle und die dadurch gegebene, in diesem Fall horizontale, Achse generiert eine starke Assoziation mit in diesem Fall horizontal und leicht von der horizontalen Achse abweichend ausgerichteten Elementen (durchgezogene, weiße Linie), wodurch die Integration dieser Elemente ermöglicht wird. Eine Assoziation mit anders ausgerichteten Elementen findet nicht statt (gestrichelte, weiße Linie).

Es wird angenommen, dass die Konturintegration auf Interaktionen zwischen Neuronen mit ähnlichem oder gleichem Orientierungstuning basiert, die innerhalb der frühen visuellen Areale über große Distanzen durch weit reichende horizontale Axone verbunden sind (Altmann et al., 2003; Gilbert, 1992, 1998; Gilbert & Wiesel, 1992; Kapadia, Ito, Gilbert, & Westheimer, 1995; Kapadia, Westheimer, & Gilbert, 1999; Stettler, Das, Bennett, & Gilbert, 2002). Die genannten neuronalen Interaktionen könnten das anatomische Substrat des Assoziationsfeldes bilden und somit die Anwendung des Gestaltgesetzes der guten Fortsetzung zum Zweck der Konturintegration ermöglichen.

Bisher wurden psychophysikalische Untersuchungen beschrieben, mithilfe derer die Eigenschaften und Mechanismen der Konturintegration untersucht wurden. Auch mittels elektrophysiologischer Messungen wurde die Konturintegration untersucht. So wird etwa die P3 Komponente (ein Ereignis-korreliertes Potential, EKP, beschrieben in Kapitel 5.3.1) durch die Ausrichtung von Kantenelementen beeinflusst. Eine höhere Amplitude

der P3 wird gemessen, wenn eine perfekt ausgerichtete Kontur im Vergleich zu einer nicht perfekt ausgerichteten Kontur präsentiert wird (Mathes, Trenner, & Fahle, 2006).

Funktionelle Magnetresonanz-Tomographie (fMRT, siehe Kapitel 5.4) Untersuchungen legen nahe, dass frühe visuelle Areale (striäre und extrastriäre retinotopische Regionen) in die Analyse von lokalen visuellen Merkmalen (so wie die Konturintegration) involviert sind. Höhere visuelle Areale (z.B. infero-temporale Regionen) hingegen sind in die Analyse globaler Formen involviert (Altmann, Bulthoff, & Kourtzi, 2003). Eine Selektivität für Orientierung und kollineare Konturen wurde mittels der funktionellen MRT im primären visuellen Kortex (V1) gefunden (Kourtzi, Tolias, Altmann, Augath, & Logothetis, 2003).

5 Methodik

5.1 Experimentalpsychologie

Die Experimentalpsychologie ist keine Teildisziplin der Psychologie, sondern beschreibt die Gewinnung von Erkenntnissen innerhalb der Psychologie durch das Experiment. Sie ist somit fester Bestandteil aller psychologischen Teildisziplinen. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Studien sind in verschiedenen psychologischen Teildisziplinen anzusiedeln: der Kognitionspsychologie, der Wahrnehmungspsychologie sowie der (kognitiven) Neuropsychologie, da neurobiologische und psychologische Erkenntnisse integriert werden.

Es besteht eine enge Verbindung zwischen der Geschichte der wissenschaftlichen Psychologie und der experimentellen Psychologie, da die ersten psychologischen Lehrstühle experimentell ausgerichtet waren (und keineswegs nur von Psychologen besetzt). Als Väter der Psychologie gelten der Physiker Herman von Helmholtz (1821-1894), der Physiologe Ernst Heinrich Weber (1795-1878), der Physiker Gustav Theodor Fechner (1801-1887) und der Physiologe, Psychologe und Philosoph Wilhelm Wundt (1832-1920), der als der Begründer der experimentellen Psychologie bezeichnet wird und 1879 in Leipzig das erste psychologische Institut gründete. Somit gilt 1879 als Geburtsjahr der modernen Psychologie.

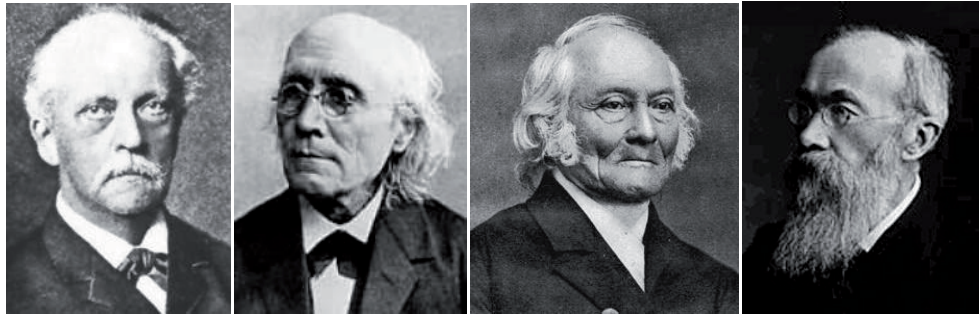


Abb. 16: H.v. Helmholtz, G.T. Fechner, E.H. Weber, W. Wundt (v.l.n.r.)

Die Arbeitsweise der Experimentalpsychologie ist in folgender Abbildung dargestellt:

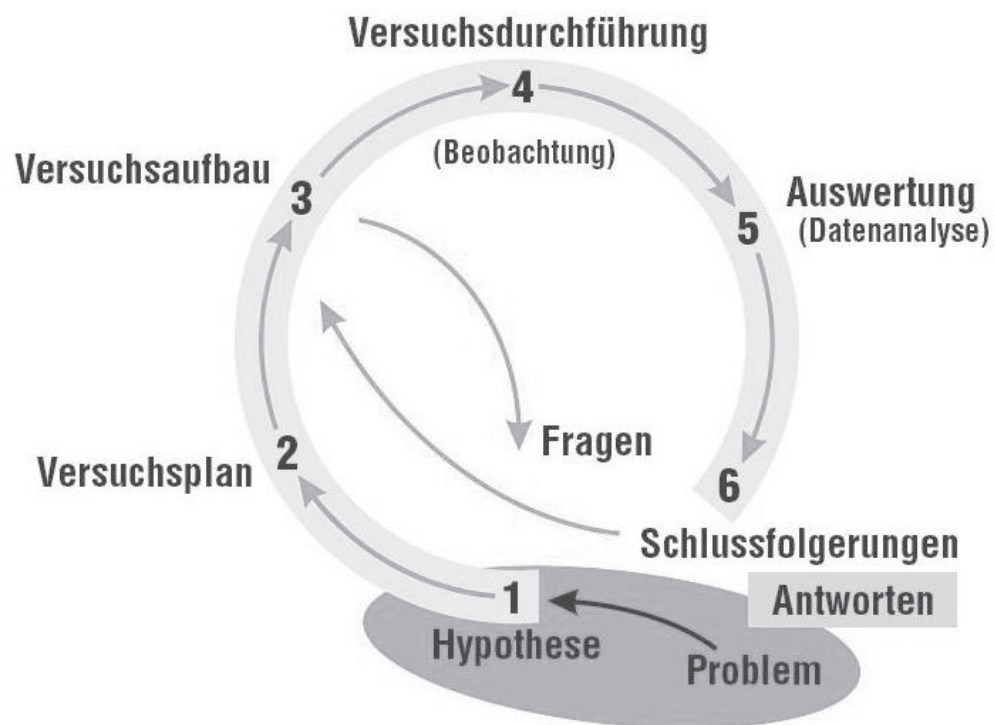


Abb. 17: Darstellung der experimentalpsychologischen Arbeitsweise (Quelle: Sarris & Reiss 2005)

5.2 Psychophysik

Die Psychophysik beschäftigt sich mit den Zusammenhängen zwischen physischen Reizen und psychischem Erleben. 1860 publizierte Gustav Theodor Fechner sein Werk ‚Elemente der Psychophysik‘, welches wissenschaftliche Beobachtungen der menschlichen Wahrnehmungsleistung enthält. Damit legte er, neben Ernst Heinrich Weber, durch seine Arbeiten zu Unterschiedsschwellen in der Wahrnehmung, den Grundstein der Psychophysik.

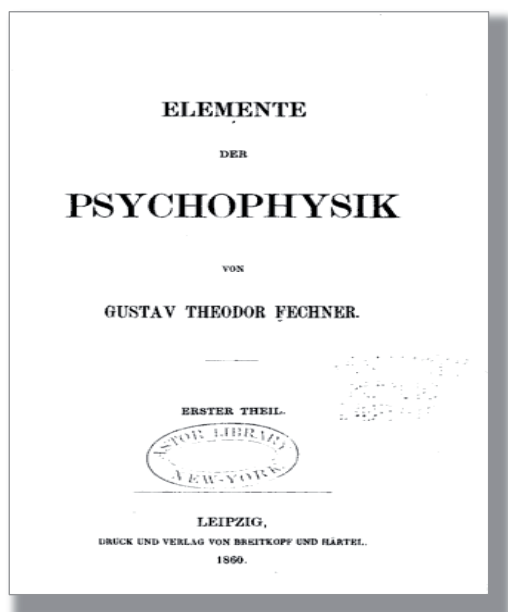


Abb. 18: Titelseite: Gustav T. Fechner (1860) ‚Elemente der Psychophysik‘

Die Psychophysik kann in 4 Bereiche eingeteilt werden:

- *Detektion*

beschäftigt sich u.a. mit der minimalen Intensität, die notwendig ist, um einen Stimulus wahrzunehmen

- *Diskrimination*

beschäftigt sich u.a. mit der Fähigkeit, zwei Stimuli zu unterscheiden (die Diskriminationsschwelle z.B. beschreibt den kleinsten detektierbaren Unterschied zwischen zwei Reizen, der zu einem perzeptuellen Unterschied dieser Reize führt)

- *Identifikation*

Untersucht u.a. die Fähigkeit, einen Stimulus aus einem Set von mehr als 2 Stimuli zu erkennen

- *Skalierung*

beschäftigt sich u.a. mit der Relation des wahrgenommenen Perzepts zur Intensität des physischen Reizes

Man kann die Psychophysik als die Analyse von perzeptuellen Prozessen verstehen, die durch die systematische Veränderung der Eigenschaften eines Reizes das Verhalten bzw. die Wahrnehmung einer Versuchsperson beeinflusst.

Moderne Anwendungen der Psychophysik basieren oft auf der Signal-Entdeckungstheorie, auf die noch eingegangen wird.

5.2.1 Die psychometrische Funktion

Die Bestimmung von Wahrnehmungsschwellen ist eines der wichtigsten Verfahren in der Psychophysik. In der Detektion ist z.B. die Detektionsschwelle ein wichtiger Begriff, die die kleinste definierbare Reizintensität beschreibt, die die Erkennung eines bestimmten Reizes zulässt. Die Detektionsschwelle ist ein Schlüsselparameter der sogenannten ‚psychometrischen Funktion‘. Bei ihrer graphischen Darstellung ist auf der Ordinate des Graphen der Prozentsatz der richtig beantworteten Reize aufgeführt, auf der Abszisse die Stimulus-Intensität.

In Abbildung 19 sind psychometrische Funktionen für verschiedene in der Psychophysik verwendete Messmethoden dargestellt: für eine Ja-Nein-Aufgabe (die Versuchspersonen müssen z.B. entscheiden, ob ein Reiz vorhanden ist oder nicht, Abb. 19 C), für eine 2-Alternative-Forced-Choice Aufgabe [2-AFC, die Versuchspersonen müssen aus 2 Alternativen wählen, wo bei die Wahl räumlicher (rechts oder links), zeitlicher (erste oder zweite Reizdarbietung, Abb. 19 B) oder kategorialer Natur (rund oder eckig) sein kann] und für eine 4-Alternative-Forced-Choice Aufgabe (4AFC, die Versuchspersonen müssen aus 4 Alternativen wählen, Abb. 19 A).

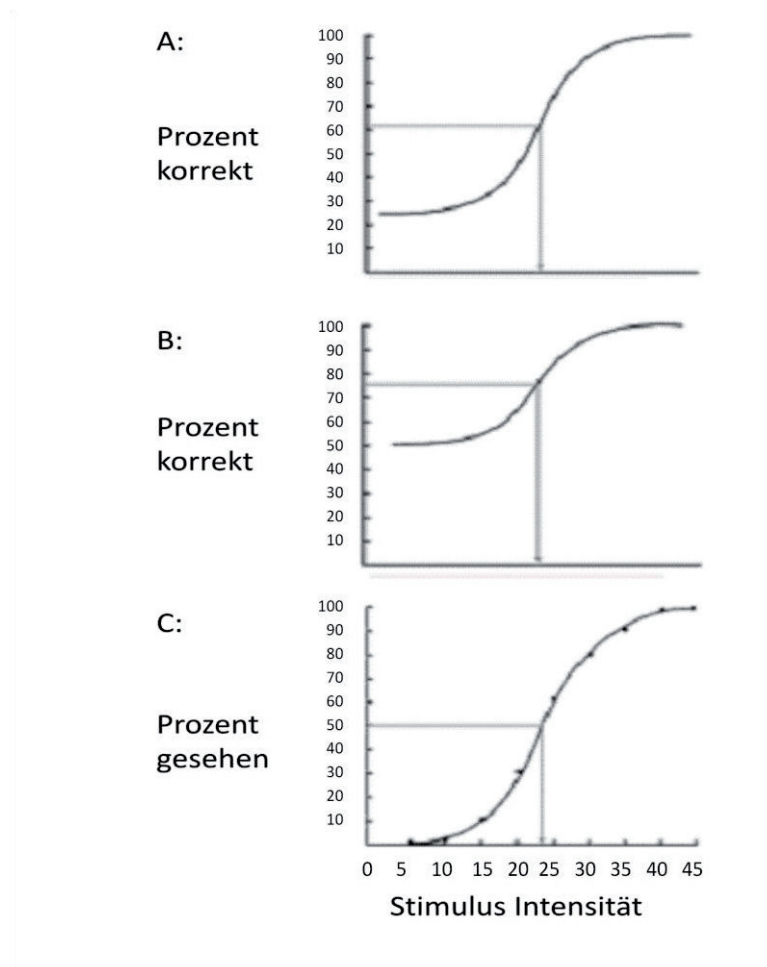


Abb. 19: Psychometrische Funktionen, gekennzeichnet durch ihre sigmoidale Form. A: Die psychometrische Funktion einer 4AFC Aufgabe. Durch den Zwang zur Wahl aus 4 Alternativen beginnt die Funktion bei Prozent korrekt = 25. Grund hierfür ist, dass die Versuchsperson, wenn der Reiz nicht mehr wahrnehmbar ist, raten muss, welcher der 4 Alternativen er zuzuordnen ist; B: Die psychometrische Funktion einer 2AFC Aufgabe. Durch den Zwang zur Wahl aus 2 Alternativen beginnt die Funktion bei Prozent korrekt = 50. Grund hierfür ist, dass die Versuchsperson, wenn der Reiz nicht mehr wahrnehmbar ist, raten muss, welcher der 2 Alternativen er zuzuordnen ist; C: Die psychometrische Funktion einer Ja-Nein Aufgabe. Es gibt keine erzwungene Wahl, die Versuchsperson muss sich für Ja oder Nein entscheiden. Daher startet die Funktion bei 0.

5.2.2 Messung der psychometrischen Funktion

Es gibt verschiedene Methoden zur Messung der psychometrischen Funktion, einige Klassische Methoden werden folgend kurz dargestellt:

- Methode der Limits (engl. Method of Limits)

Die Reizparameter, wie etwa die Stimulusintensität, werden von Darbietung zu Darbietung um einen fixen Wert ausgehend von einer schwachen Intensität erhöht (aufsteigende Serie) und ausgehend von einer starken Intensität verringert (absteigende Serie). Auf- und absteigende Serie alternieren. Man bezeichnet diese Methode auch als eine Treppenstufen-Methode (Staircase).

- Methode der konstanten Stimuli
(engl. Method of Constant Stimuli / MCS)

Unter dem Namen ‚Methode der mittleren Fehler‘ (Fechner, 1860) wurde diese Methode von Fechner eingeführt. Wie in der Methode der Limits wird auf festen Werten getestet. Statt in auf- und absteigender Reihenfolge werden die in den Intensitäten unterschiedlichen Reize bei dieser Methode randomisiert dargeboten. Die Methode sollte nur angewendet werden, wenn man ungefähr schätzen kann, wo die Schwelle liegt. Es liegt daher nahe vor Anwendung der MCS beispielsweise mithilfe der QUEST Methode, die im weiteren Verlauf noch behandelt wird, die Schwelle grob zu bestimmen.

Sogenannte adaptive Methoden passen sich an das Verhalten der Versuchspersonen durch verschiedene Strategien an. Hierbei weisen verschiedene Methoden unterschiedliche Algorithmen zur Berechnung der Schwellenwerte auf. Folgend werden zwei Methoden kurz dargestellt:

- QUEST

(QUick Estimate by Sequential Testing)

Hierbei handelt es sich um eine sogenannte ‘maximum likelihood’ Methode. Ein Reizparameter wird durch eine auf allen bisher erfassten Antworten basierten statistischen Vorhersage bestimmt. Nach jeder Darbietung wird der Parameter (siehe oben) der folgenden Darbietung neu berechnet, womit die Adaptivität des Verfahrens erklärt ist. Bei der QUEST Strategie wird eine vorher bestimmte psychometrische Funktion benutzt (z.B. eine Weibull Funktion) und auf deren Schwellenwert getestet (Watson & Pelli, 1983).

- N-up, one-down staircase

Die N-up one-down Methode soll am Beispiel der 3-up one-down Staircase erklärt werden. Sie beginnt unter- oder oberhalb eines vorhergesagten Schwellenwertes und verringert einen Reizparameter nur, wenn die Versuchsperson n mal in Folge eine korrekte Antwort gegeben hat. Nach einer falschen Antwort wird die Reizintensität wieder erhöht.

In den in dieser Arbeit vorgestellten Studien wurde die n-up one-down Methode, genauer die 3-up one-down Staircase, verwendet.

5.2.3 Die Signal-Entdeckungstheorie

Alle Modelle der Detektion und Diskrimination bestehen aus mindestens zwei psychophysikalischen Komponenten:

- einem *sensorischen Prozess*

eine physikalische Stimulation wird in eine interne Empfindung transformiert

- sowie *einem Entscheidungsprozess*

Entscheidungen werden basierend auf den Resultaten des sensorischen Prozesses getroffen

Basierend auf dem Wissen über diese beiden Prozesse ist die Signalentdeckungstheorie (Signal Detection Theory, SDT) entstanden, die hier kurz eingeführt werden soll.

Die Signal-Entdeckungstheorie basiert auf der Prämisse, dass Antworten bei Detektion sowie Diskrimination immer von zwei Faktoren abhängen: dem Signal und dem Entscheidungskriterium. Das resultiert in dem in folgender Abbildung dargestellten Antwortschema:

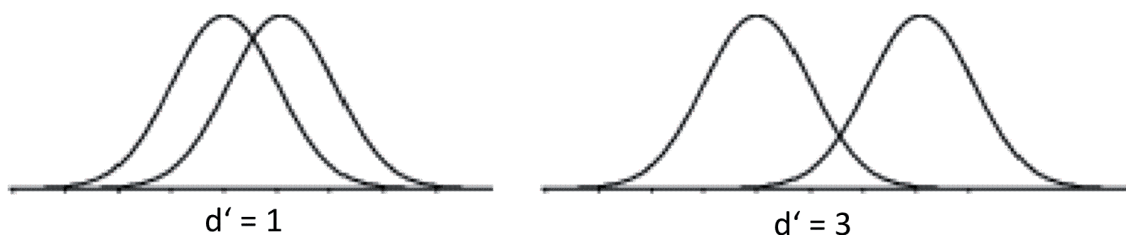
		Signal	
		präsent	nicht präsent
Antwort	präsent	Treffer	falscher Alarm
	nicht präsent	Auslasser	korrekte Zurückweisung

Abb. 20: Antwortschema in der SDT

Aus Berechnungen der nach dem Schema in Abbildung 20 bestimmten Antworten der Versuchspersonen können verschiedene in der Psychophysik wichtige Kennwerte ermittelt werden, wie z.B. d' , ein Parameter für die Unterscheidbarkeit von Verteilungen (z.B. Hintergrund und Signal). Je grösser d' , desto mehr unterscheiden sich zwei Verteilungen. Eine weitere Art der Darstellung des Antwortverhaltens von Versuchspersonen ist die Receiver Operator Characteristic (ROC). Die ROC beschreibt das Antwortverhalten in Abhängigkeit von einem bestimmten

Entscheidungskriterium. ‚Treffer‘ werden auf der Ordinate, ‚falsche Alarme‘ auf der Abszisse dargestellt. Die ROC Kurve sowie d' sind in Abbildung 21 graphisch dargestellt. An dieser Stelle soll eine kurze Begriffserklärung genügen, für eine genauere theoretische Betrachtung beider sei auf Cohen, Ward & Enns (1999) sowie Dayan & Abott (2001) verwiesen.

A.



B.

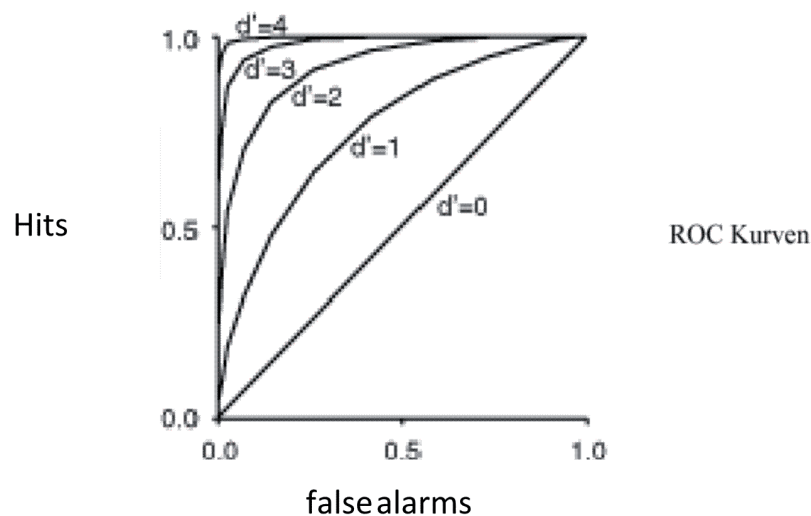


Abb. 21: Graphische Darstellung von d' und ROC Kurve. A: Auf der linken Seite sind zwei sich stark überlappende Standard-Normalverteilungen zu sehen. Eine stellt die Rausch Verteilung (Noise) dar, die andere die Signal Verteilung. d' ist definiert als der Abstand der beiden Verteilungen. Auf der rechten Seite überlappen die Verteilungen weniger stark, was in einem größeren d' resultiert. Wie aus den Kurven ersichtlich ist bedeutet ein größeres d' bessere Erkennbarkeit des Reizes. B: Zu sehen sind ROC Kurven für verschiedene d' Werte, auch die in A gezeigten Werte sind hier in einer anderen Darstellungsweise aufgeführt. Die ROC beschreibt das Antwortverhalten durch das Plotten von ‚Treffern‘ auf der Ordinate und ‚falschen Alarmen‘ auf der Abszisse. Wenn eine Versuchsperson nur rät resultiert das in Messergebnissen, die auf der Diagonale aufgetragen werden ($d' = 0$).

5.3 Elektroenzephalographie (EEG)

Die Elektroenzephalographie (EEG) ist ein nicht-invasives Verfahren zur Messung bioelektrischer Massenaktivität im Gehirn. Diese wird mittels Elektroden an der Kopfoberfläche erfasst. Gemessen werden elektrische Potentialdifferenzen, zwischen 2 Punkten (Messelektroden und Referenz). Die erste EEG Ableitung von der Kopfhaut des Menschen wurde 1924 von dem deutschen Neurologen und Psychiater Hans Berger (siehe Abb. 22) durchgeführt, der seine Befunde 1929 unter dem Titel *Über das Elektrenkephalogramm des Menschen* (in: Arch. F. Psychiatr. 87, 527-570) publizierte.

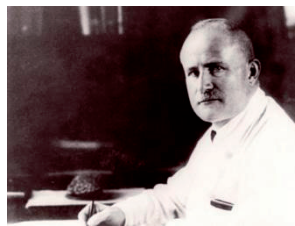


Abb. 22: Hans Berger (1873-1941)

Heutzutage findet das EEG Anwendung in der Grundlagenforschung, der klinischen Diagnostik sowie neuerdings auch im Bereich der Mensch-Maschine Interaktion.

Der Entstehungsmechanismus des EEG ist noch nicht ganz klar, man geht aber davon aus, dass die kortikalen Spannungsschwankungen Folge exzitatorischer und inhibitorischer postsynaptischer Potentiale sind, die phasensynchron in größeren Nervenzellgruppen auftreten. Man misst also nicht die Aktionspotentiale, sondern die durch diese verursachte postsynaptische Aktivierung. Sicher ist, dass die EEG Signale ihren Entstehungsort im Kortex haben, da Signale aus tieferen Hirnregionen die Hirnoberfläche nicht erreichen.

Die Positionierung der Elektroden folgt in der modernen Elektroenzephalographie standardisierten Schemata, was zu einer recht guten Vergleichbarkeit von medizinischen Befunden und Forschungsergebnissen führt. Ein weit verbreitetes Ableitschema ist das 10-20 System (American Electrophysiological Society, 1994), in dem die Elektroden in bestimmten Abständen auf der Kopfhaut angebracht werden (siehe Abb. 23). Ein solches System bietet sich an, weil Kopfgröße und -umfang von Mensch zu Mensch variieren. Zur Bestimmung der genauen Elektrodenpositionen wird die Strecke vom Nasion bis zum

Inion sowie vom linken zum rechten präaurikulären Punkt (vor den Ohren gelegen) entlang der Schädeldecke gemessen. Basierend auf den so erhaltenen Koordinaten können nun die Elektroden systematisch auf der Kopfhaut angebracht werden. Beim 10-20 System betragen die Abstände zwischen den Elektroden 10% oder 20% der gemessenen Strecken.

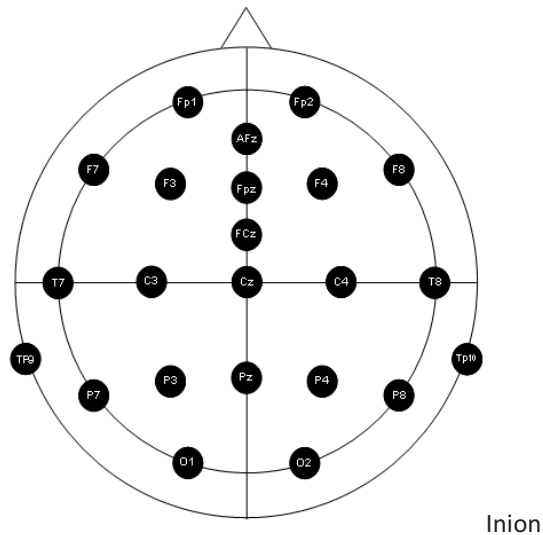


Abb. 23: Elektrodenpositionen. Ansicht von oben auf den Kopf. Darstellung des 10-20 Systems. Nomenklatur regionsspezifisch: z.B. O = Okzipital, P = Parietal, C = Central, F = Frontal. Nummerierung: linke Positionen = ungerade, rechte Positionen = gerade. (Quelle: www.easycap.de)

Man unterscheidet im EEG zwischen spontaner und evozierter Aktivität. Evozierte Aktivität wird im folgenden Abschnitt behandelt. Spontane Aktivität wird gemessen, wenn eine Versuchsperson keine bestimmte Aufgabe ausführt, wie zum Beispiel während einer Ruhebedingung zwischen den experimentellen Bedingungen. Diese soll anhand folgender Abbildung dargestellt werden (siehe Abb. 24).

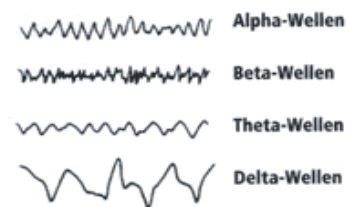


Abb. 24: Beispiele von EEG Zuständen. Alpha Wellen (8-12 Hz): entspannter Wachzustand, Beta Wellen (12-30 Hz): aufmerksamer Wachzustand, Theta Wellen (4-8 Hz): leichte Schlafphase, Delta Wellen (0-4 Hz): Tiefschlafphase (traumlos). Nicht dargestellt ist das Gamma Band (30-80 Hz).

Neben der Tatsache, dass das EEG aufgrund seiner relativ günstigen und unaufwendigen Realisierung sehr praktikabel ist, seiner nicht-Invasivität und der Portabilität, hat das EEG

einen weiteren grossen Vorteil gegenüber z.B. der fMRT: die zeitliche Auflösung des EEG liegt im Millisekundenbereich, was eine sehr genaue zeitliche Untersuchung von kognitiven bzw. neurophysiologischen Prozessen ermöglicht.

5.3.1 Ereignis-korrelierte Potentiale

Das ereignis-korrelierte Potential (EKP, engl.: event-related potential, ERP), auch evoziertes Potential genannt, stellt eine wichtige Methode u.a. in der Psychologie und der Hirnforschung dar. Das EKP ermöglicht die zeitlich hochauflösende Untersuchung von kognitiven Prozessen.

Wie der Name verrät, wird beim EKP ein Ereignis mit elektrischen Potentialen korreliert. Das EEG wird abgeleitet, während eine Versuchsperson eine Aufgabe bearbeitet bzw. der Person Reize präsentiert werden. Gleiche Stimuli werden hierbei sehr oft wiederholt. Informationen über den zeitlichen Verlauf der Reizpräsentation [z.B. die genauen Zeitpunkte der Anfänge der Reizpräsentationen (stimulus onset)] werden gespeichert. Der Ablauf einer EKP Messung ist in Abb. 25 dargestellt.

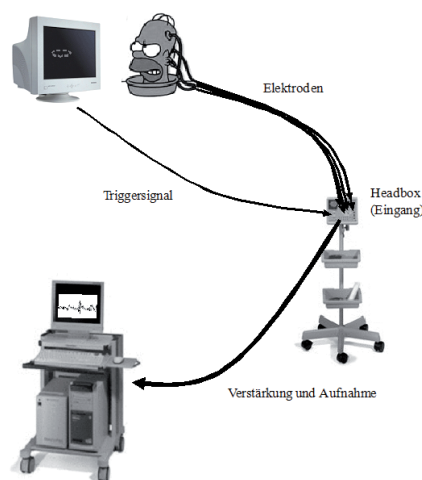


Abb. 25: Schematische Darstellung eines EKP Versuchsaufbaus. Bei der Messung von ereignis-korrelierten Potentialen werden der Versuchsperson Reize präsentiert bzw. sie muss eine Aufgabe bearbeiten. Währenddessen werden die Hirnströme mittels EEG gemessen. Ein Aufnahmegerät empfängt nach ihrer Verstärkung die EEG Signale sowie ein Trigger Signal vom Reizrechner. Das Trigger Signal ist notwendig, da es über die genauen Zeitpunkte der einzelnen Reizpräsentationen informiert. Nach der Messung können Trigger Signal und EEG Daten gekoppelt werden. Dadurch wird es möglich, elektrische Potentiale mit bestimmten Ereignissen zu korrelieren.

Nach dem Versuch werden die gespeicherten Präsentationsanfänge mit dem aufgenommenen EEG zusammengeführt. Man weiß nun genau wann ein bestimmter Reiz

im Lauf der EEG Messung präsentiert wurde. Nun kann ein bestimmtes Zeitintervall gewählt werden (z.B. 300 ms vor Reiz-Onset bis 700 ms nach Reiz-Onset). Wurde ein bestimmter Reiz 50-mal gezeigt, kann für jedes dieser Ereignisse das gewählte Zeitintervall aus dem EEG herausgeschnitten werden. Daraufhin wird über die resultierenden 50 Intervalle gemittelt. Das Resultat ist ein ereignis-korreliertes Potential. Um ein klares EKP zu erhalten, ist daher die Mittelung über mehrere Darbietungen notwendig. Die Berechnung des EKPs ist in Abb.26 in graphischer Darstellung zu finden.

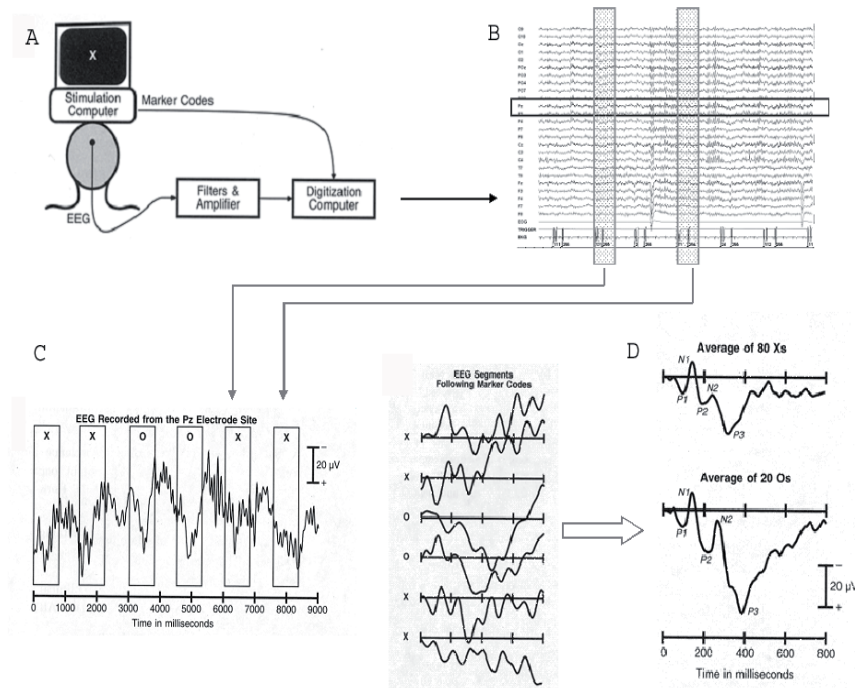


Abb. 26: Die Berechnung eines ereignis-korrelierten Potentials (verändert nach Luck 2005). A: Der schon in Abb.25 dargestellte Versuchsaufbau. B: Die aufgenommenen EEG Spuren, geordnet aufgrund der Trigger Signale. Auf der horizontalen Achse finden sich die Anfangszeiten der Stimuli, auf der vertikalen Achse die einzelnen Elektroden. C: Jeweils ein bestimmter, den Reiz umgebender zeitlicher Intervall wird ausgeschnitten. In diesem Fall (das sogenannte Oddball-Paradigma) wurde oft der Reiz X (80 mal) gezeigt, selten der Stimulus O (20 mal). D: Es werden nun 2 Mittelungen durchgeführt: eine Mittelung über die 80 X, eine Mittelung über die 20 O. Als Resultat erhält man 2 ereignis-korrelierte Potentiale, eins für X, eins für O. Man sieht einen deutlichen Unterschied in den Amplituden der 2 Potentiale (Bereich P3). Die P3 Amplitude ist sehr viel höher für den seltener auftretenden Stimulus (O), was dem Leser nun die Möglichkeit des Versuchs einer Interpretation gibt.

Das Resultat der EKP Methode sind spezifische Spannungsverläufe, die nach der Stimuluspräsentation zu verschiedenen Zeitpunkten Minima und Maxima aufweisen. Diese Spannungsauslenkungen werden Komponenten genannt und nach ihrer Polarität (positiv oder negativ) sowie ihrer zeitlichen Rangposition oder Latenz bezeichnet. So ist in Abb.26 D die P3-Komponente aufgeführt. Sie wird als P3 bezeichnet, weil sie in der

Regel als dritte positive Komponente auftritt (Rangposition), aber auch P300 genannt, da sie in der Regel ca. 300 ms nach Reizbeginn auftritt (Latenz). Man geht davon aus, dass die P3 unter anderem mit Aufmerksamkeitsprozessen in Verbindung gebracht werden kann. Wie die Abbildung zeigt, weist die P3 je nach Versuchsbedingung (in diesem Fall häufige versus seltene Präsentation eines Reizes) andere Eigenschaften auf, so ist ihre Amplitude in einer Bedingung (selten) sehr viel höher als in der anderen (häufig). Des Weiteren weist sie einen Unterschied in ihrer Latenz auf, das heißt, in einer Versuchsbedingung tritt sie früher auf als in der anderen. Die Latenz und die Amplitude sind zwei Merkmale, in denen sich Komponenten unterscheiden können und aufgrund derer Schlussfolgerungen über kognitive Prozesse gemacht werden können. Dies wird sich auch in den später aufgeführten Studien zeigen, in denen die EKP Methode angewendet wurde.

5.4 Funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRT)

Die Hauptidee der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT, auch bekannt als funktionelle Kernspintomographie) besteht darin, funktionelle Bilder auf der Grundlage der O₂ Sättigung des Hämoglobins herzustellen. Hämoglobin ist ein großes Molekül, welches den Sauerstoff im Blut transportiert, der zum Beispiel für die Erzeugung der Energie für die neuronale Informationsverarbeitung benötigt wird. Man nennt die Abhängigkeit des (Bild-) Signals vom Sauerstoffgehalt in den roten Blutkörperchen BOLD Kontrast, im Englischen die Blood Oxygen Level Dependent (BOLD) response. Wenn Hämoglobin Sauerstoffmoleküle abgibt, wandelt es sich in Desoxyhämoglobin um. Das Desoxyhämoglobin ist paramagnetisch. Paramagnetisch sind auch die Wasserstoffkerne, die sich die (nicht funktionelle) Magnetresonanztomographie zu Nutzen macht, um durch die Manipulation dieser Kerne mit Pulssequenzen hochauflösende anatomische Bilder zu erstellen. So ist es durch die paramagnetische Eigenschaft des Desoxyhämoglobins möglich, funktionelle Bilder zu erstellen. Nun ist der Körper sehr viel reicher an Wasserstoff als an Hämoglobin, was bei der funktionellen Bildgebung aufgrund des vergleichsweise niedrigen Hämoglobingehalts zu einem relativ schwachen Signal führt. Daher sind Techniken zur Verbesserung und Verstärkung des Signals notwendig.

Durch die Kombination von hochauflösenden anatomischen Bildern und funktionellen Bildern ist es mithilfe der fMRT möglich, das Gehirn bei der Informationsverarbeitung zu beobachten. Gerade die visuelle Neurowissenschaft hat von der fMRT durch viele wichtige Erkenntnisse profitiert, u.a. durch die Bestimmung verschiedener visueller Areale durch retinotopes Kartieren, auf das im weiteren Verlauf noch eingegangen wird.

5.4.1 Die Kartierung visueller Areale

Der Okzipitallappen, der einen großen Teil des zerebralen Kortex darstellt, wird von visuellen Arealen eingenommen (Sereno et al. 1995). Die frühen visuellen Areale (siehe Kapitel 3) sind durch ihre retinotop Organisation gekennzeichnet. Das heißt, dass benachbarte Rezeptoren der Retina zu benachbarten Neuronen innerhalb eines visuellen Areals, wie etwa V1 oder V2, des Gehirns projizieren. Hierdurch repräsentieren rezeptive Felder benachbarter Neuronen im visuellen Kortex benachbarte Orte der Aussenwelt (Kandel & Wurtz 2000). Auf dieser retinotopen Abbildung der Aussenwelt beruht die funktionelle Kartierung der visuellen Areale. Sie wird mithilfe der fMRT ermöglicht und resultiert in einer Abgrenzung zwischen visuellen Arealen. Die Kartierung visueller Areale mittels fMRT stellt einen grossen Fortschritt in der Hirnforschung da, da diese Areale durch anatomische Landmarken nicht eindeutig bestimmbar sind und große interindividuelle Unterschiede aufweisen (Hasnain et al. 1998; Saxe et al. 2006).

Die experimentelle Vorgehensweise ist wie folgt: Die visuellen Areale werden zunächst in einem Vorversuch kartiert. In dem hiervon unabhängigen Hauptversuch wird getestet, welche der vorher kartierten Areale im zu untersuchenden Verhaltensparadigma aktiviert werden (Saxe et al. 2006).

Die Kartierung früher visueller Areale

Zur Bestimmung der Exzentrizität werden sich konzentrisch dehnende und kontrahierende ringförmige Reizmuster verwendet. So werden Teile von Arealen kartiert, die Reize mit einem bestimmten Abstand von der Fovea verarbeiten. Je weiter entfernt von der Fovea ein Reiz präsentiert wird, desto weiter anterior liegt auch seine kortikale Repräsentation (DeYoe et al. 1996; Sereno et al. 1995).

Zur Bestimmung des polaren Winkels innerhalb des Gesichtsfeldes werden radiale, rotierende Reizmuster verwendet.

Durch die Kombination der so erhaltenen Informationen bezüglich der Exzentrizität sowie des polaren Winkels wird eine individuelle Kartierung der frühen visuellen Areale ermöglicht.

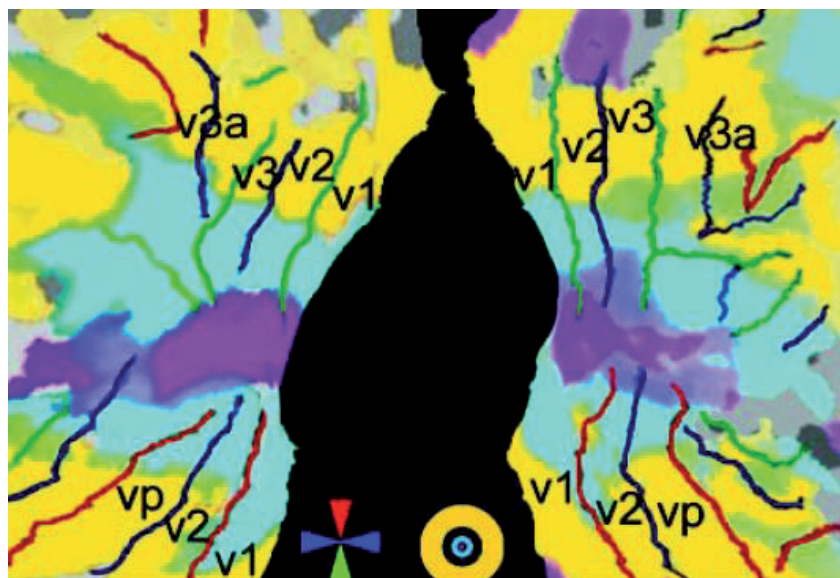


Abb. 27: Geglättete Darstellung des visuellen Kortex einer Versuchsperson. Dargestellt wird, welche ringförmigen Reizmuster (unten rechts) welche Areale aktivieren. Linien deuten Abgrenzungen zwischen visuellen Arealen an, die durch die keilförmigen Reize (unten links) gewonnen werden konnten. (Quelle: Grill Spector & Malach 2004)

Die Kartierung später visueller Areale

Je weiter die visuellen Areale vom primären visuellen Kortex entfernt liegen, desto ungenauer wird die retinotopie Abbildung der Außenwelt. Daher unterscheidet sich die Kartierung später visueller Areale grundlegend von der Kartierung früher visueller Areale. Objektsensitive Areale werden durch stärkere Verarbeitung von Objekten im Gegensatz zu Stimuli mit vergleichbarer physikalischer Reizintensität ohne objekthaften Charakter definiert (Grill-Spector et al. 1998; Grill-Spector 2003). Zur Kartierung objektsensitiver Areale werden also entsprechend obiger Definition Bilder von Objekten und Bilder von Nicht-Objekten präsentiert. In der Analyse wird dann untersucht, in welchen Arealen die Objekte im Vergleich zu den Nicht-Objekten eine hohe Aktivierung

hervorgerufen haben. Ein Areal, das sich auf diesem Wege lokalisieren lässt, ist z. B. LOC (siehe Kap. 3, Abb. 10).

5.4.2 Block und Ereignis-korrelierte Verfahren

Man unterscheidet bei der fMRT zwei grundlegende experimentelle Paradigmen: das Block Design und das Event-Related (Ereignis-korrelierte) Design.

Block Design: ein experimentelles Design, in dem die Reize in einer festen Zeitfolge (in Blöcken) präsentiert werden. Es kann z. B. zuerst ein Block präsentiert werden, in dem wiederholt der Stimulus A gezeigt wird, gefolgt von einem Block, in dem wiederholt der Stimulus B gezeigt wird. Jeder Block wird in der Analyse als eine Einheit betrachtet.

Event-related Design: hier kann eine flexiblere Gestaltung des Reizablaufs erreicht werden. Wie bei den ereigniskorrelierten Untersuchungen im EEG ist hier die Zeit des Auftretens eines Reizes nicht festgelegt. Reizpräsentationen sind häufig sehr kurz. Die BOLD Response von Serien von Einzelaktivierungen wird nachträglich aufsummiert. Um zu gewährleisten, dass Stimuli nicht vorhersehbar sind, ist eine Randomisierung der Stimuli notwendig.

Prinzipiell ist auch eine Kombination beider Paradigmen in einem Hybridansatz möglich.

5.4.3 Fixationskontrolle durch Augenbewegungsanalyse

Um zu kontrollieren, ob eine Versuchsperson während der Durchführung eines Versuchs wirklich nur den Punkt fixiert, dessen Fixierung instruiert wurde, gibt es die Möglichkeit mit Hilfe eines Eyetrackers die Augenbewegungen einer Versuchsperson zu messen.

Es werden im Allgemeinen drei Arten von Augenbewegungen unterschieden: (i) Ausgleichsbewegungen zur anhaltenden Fixierung eines stationären Punktes bei Kopf- und Körperbewegungen, (ii) Ausrichtungen des Auges auf das Sehobjekt und (iii) Mikrobewegungen, die bei jeder Fixation auftreten. Blickwechsel von einem Objekt zum nächsten nennen sich Sakkaden (Rayner, 1998).

In der in dieser Arbeit vorgestellten, geplanten fMRT Studie (siehe Kapitel 9.3) muss ein Fixationskreuz in der Mitte des Reizes fixiert werden, wichtig ist also möglichst keine Sakkaden durchzuführen, sondern einen festen Punkt dauerhaft zu fixieren.

Um die Augenbewegungen zu messen bzw. die Fixation eines bestimmten Punktes zu kontrollieren, wird außerhalb des Tomographen eine Kamera angebracht, die über einen Spiegel das Auge der im Tomographen liegenden Versuchsperson aufnimmt. Im Tomographen werden Infrarot-Leuchtdioden installiert, die das Auge beleuchten, um auch bei geringer Umgebungsleuchtdichte eine Messung zu ermöglichen. Die Aufnahme der Kamera wird auf einem Monitor im Kernspinkontrollraum dargestellt und mithilfe geeigneter Software kontrolliert. Der in dieser Software implementierte Algorithmus sucht alle basierend auf einer gewählten Schwelle detektierten dunklen Punkte der Aufnahme, markiert sie und separiert sie vom restlichen Teil der Aufnahme. Um eine gute Erkennung dunkler Punkte zu ermöglichen, sind genaue Helligkeits- und Kontrasteinstellungen erforderlich. Das Zentrum der detektierten schwarzen Pixel wird in diesem Fall als Mittelpunkt des Auges interpretiert. Die Bewegungen dieses Mittelpunktes bilden somit die Augenbewegungen der Versuchsperson ab. Um die genaue Position der Fixation zu bestimmen und so Abweichungen von der im Versuch gewünschten Position berechnen zu können, muss vor der Messung eine Kalibrierung durchgeführt werden, während der die Versuchsperson verschiedene Punkte an verschiedenen Positionen innerhalb des Stimulus nacheinander fixieren muss. Da nicht nur die Pupille, sondern auch z.B. die Augenbrauen dunkle Punkte darstellen, ist es nötig, eine Region um das Auge herum zu bestimmen, die nach Möglichkeit nur die Pupille und ein wenig von ihrer Umgebung beinhaltet. Dieser Bereich darf jedoch nicht zu klein

ausfallen, damit kleine Bewegungen der Versuchsperson nicht dazu führen, dass das Auge den Messbereich verlässt.

Probleme bei dieser Art der Augenbewegungskontrolle können z.B. durch Blinzeln auftreten, da dieses zur Berechnung eines falschen Masseschwerpunktes führen kann.

6 Zusammenfassung der Studien

Die vorliegende Arbeit behandelt die Konturintegration und Faktoren, die diese beeinflussen. Bei diesen Faktoren handelt es sich (i) um den globalen Kontext und die globalen Eigenschaften von Formen (bottom-up) sowie (ii) um durch bestimmte Verhaltensaufgaben induzierte Prozesse (top-down). Mithilfe psychophysikalischer und elektrophysiologischer Methoden wird untersucht, wie diese Faktoren die Konturintegration beeinflussen.

6.1 Motivation und Fragestellung

Die visuelle Wahrnehmung wird durch den globalen Kontext einer Form sowie durch die globalen Eigenschaften der Form selbst moduliert. Dies zeigt zum Beispiel der sogenannte Oblique Effekt: In verschiedenen visuellen Experimenten wurde gezeigt, dass die visuelle Leistung von Probanden für kardinale Reize (horizontale und vertikale) besser ist als für diagonale Reize (Apelle, 1972; Bilodeau & Faubert, 1999; Mansfield, 1974; Regan, 1989).

Einen weiteren die visuelle Wahrnehmung beeinflussenden Faktor stellt die Aufmerksamkeit dar. Top-down Prozesse (z.B. induziert durch die in einem Experiment

gestellten Anforderungen) beeinflussen die Verarbeitung von sensorischen Informationen (Treue, 2003; Han, Jiang, Mao, Humphreys, & Gu, 2005; Han, Jiang, Mao, Humphreys, & Qin, 2005; Busse, Katzner, Tillmann, & Treue, 2008; Mathes, Trenner, & Fahle, 2006).

Die Wahrnehmung von Formen wird durch Integrationsprozesse ermöglicht, die eine Repräsentation aus lokalen visuellen Merkmalen konstruieren. Einer dieser Prozesse ist die Konturintegration. Es handelt sich hierbei unter anderem um die Gruppierung kollinear ausgerichteter Kantenelemente zu einem kohärenten Perzept einer Kontur (siehe Kapitel 4).

Die oben aufgeführten Faktoren, die die visuelle Wahrnehmung beeinflussen, führen zu der Fragestellung, inwiefern die Konturintegration durch sie beeinflusst wird. Es wird die Hypothese aufgestellt, dass die Konturintegration sowohl durch globale Formfaktoren als auch durch top-down Prozesse beeinflusst wird.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde in zwei Studien untersucht, wie die Konturintegration durch den globalen Kontext und die globalen Eigenschaften einer Form beeinflusst wird (Studie 1) und wie sie durch top-down Prozesse moduliert wird (Studie 2). Außerdem wurde überprüft, ob und in welcher Form die Konturintegration beeinflussende top-down und bottom-up Prozesse miteinander interagieren (Studie 2).

6.2 Die Experimente: Psychophysik und Elektrophysiologie

Bei beiden Studien handelt es sich um eine Kombination aus psychophysikalischen und elektrophysiologischen Methoden.

Die erste Studie besteht aus 3 Experimenten. Im ersten Experiment wurden Wahrnehmungsschwellen für verschiedene Konturkonfigurationen bestimmt. Die Reize waren in ein Feld randomisiert orientierter Gabor Elemente eingebettete elliptische Konturen. Vier globale Faktoren wurden systematisch variiert:

- die Positionierung der Reize auf dem Bildschirm
(radiale bzw. tangentielle Ausrichtung zum Fixationskreuz)
- die Exzentrizität der Reize

(Abstand Monitor-Proband 60 cm / 120 cm)

- die Orientierung des Hintergrundfeldes
(horizontal/vertikal)
- die Orientierung der Konturen
(horizontal/vertikal)

Es zeigte sich, dass die Positionierung der Reize auf dem Bildschirm (radialer Bias), die Orientierung der Konturen (horizontaler Bias) sowie die Exzentrizität der Reize die Konturintegration beeinflussen. Ein Einfluss des Faktors Exzentrizität wurde erwartet, da frühere Studien zeigten, dass die Konturintegrationsleistung mit steigender Exzentrizität abnimmt (Hess & Dakin, 1997, 1999; May & Hess, 2007; Nugent, Keswani, Woods, & Peli, 2003). Im Bereich der Konturintegration wurden bisher weder ein radialer noch ein horizontaler Bias gezeigt, somit stellen beide Effekte überraschende Ergebnisse dar, insbesondere aber der horizontale Bias, da der radiale Bias zuvor schon in anderen visuellen Prozessen nachgewiesen wurde.

Im zweiten Experiment wurden zwei der gefundenen, beeinflussenden Faktoren, die Positionierung der Reize auf dem Bildschirm (radialer Bias) und die Orientierung der Konturen (horizontaler Bias), näher untersucht. Es wurden Reaktionszeiten und ereigniskorrelierte Potentiale für verschiedene Kontur-Reize gemessen, um die neurophysiologischen Korrelate ihrer perzeptuellen Unterschiede zu identifizieren. Der horizontale und der radiale Bias zeigen sich beide sowohl in den Reaktionszeiten als auch in den ereigniskorrelierten Potentialen.

Um zu untersuchen, ob die Positionierung der Reize auf dem Bildschirm und die Orientierung der Konturen die Konturintegration generell beeinflussen oder einen spezifischen Einfluss auf die Integration von ausgerichteten Kantenelementen haben, wurde ein drittes Experiment durchgeführt. Die Wahrnehmungsschwellen und die Reaktionszeiten für durch die Ausrichtung definierte sowie für durch den Kontrast definierte Konturen wurden verglichen. Interessanterweise fanden wir den Einfluss der oben aufgeführten Faktoren nur im Fall der durch die Ausrichtung definierten Konturen.

Die zweite Studie besteht aus 2 Experimenten: einem Konturdetektionsexperiment, in dem sämtliche Konturen als Zielreize dienten und einem Konturdetektionsexperiment, in dem spezifisch ausgerichtete Konturen als Zielreize fungierten.

Die Aufgabe der Probanden im ersten Experiment war die Detektion einer Kontur, unabhängig von ihrer Form. Die präsentierten Konturen konnten entweder horizontal, vertikal oder rechts- bzw. linksdiagonal ausgerichtete Ellipsen sein. Die Reaktionszeiten für horizontal ausgerichtete Konturen waren signifikant schneller als die Reaktionszeiten für nicht horizontal ausgerichtete Konturen, was den in der ersten Studie gefundenen bottom-up Effekt (horizontaler Bias) widerspiegelt. Auch in den ereigniskorrelierten Potentialen zeigten sich Unterschiede zwischen horizontal ausgerichteten und nicht horizontal ausgerichteten Konturen.

Im zweiten Experiment bestand die Aufgabe in der Detektion einer bestimmten Form, es wurde also eine Kontur mit bestimmter Ausrichtung (z. B. horizontal) als Ziel definiert. Somit wurde ein weiterer Einflussfaktor (Task Bias) durch die Aufgabenstellung induziert. Es konnte sowohl in den Reaktionszeiten als auch in den ereigniskorrelierten Potentialen gezeigt werden, dass auch dieser (top-down-) Faktor die Konturintegration beeinflusst.

Des weiteren konnte durch eine lineare Superposition von bottom-up und top-down Prozessen demonstriert werden, dass diese beiden Prozesse die Konturintegration unabhängig voneinander kontextuell modulieren. Dies lässt vermuten das den Prozessen unterschiedliche neuronale Korrelate unterliegen oder das sie in verschiedenen Stadien des Konturintegrationsprozesses stattfinden.

7 Local Contour Integration Depends on Alignment and Orientation of Global Shapes

Evidence from Psychophysics and Electrophysiology in Human Observers

*Marc Schipper¹, Heiko I. Stecher¹, Vanessa Teiwes¹,
Manfred Fahle^{1*} and Udo. A. Ernst^{2*}*

¹Institute for Human Neurobiology & Bernstein Group for Computational Neuroscience, Dept. of Biology, University of Bremen, Bremen, Germany.

²Institute for Theoretical Physics & Bernstein Group for Computational Neuroscience, Dept. of Physics and Electrical Engineering, University of Bremen, Bremen, Germany

*these authors supervised the investigations to equal parts

Submitted to the *Journal of Cognitive Neuroscience*

7.1 Abstract

Shape perception in natural scenes relies on integration processes which construct a representation from local image features. An example is contour integration, grouping nearly collinear aligned edge elements into coherent forms. At the same time, perception is strongly modulated by the global form or context of a shape. A prominent example is the better visibility for cardinal as opposed to oblique shapes. Here we use psychophysical studies and EEG recordings to investigate how contour integration is influenced by global factors in form and context of the contour. We first quantify how four different global, geometrical factors contribute to local contour integration by independently varying contour orientation, background orientation, viewing distance and contour alignment to the fixation spot (radial vs. tangential). In addition to the expected benefit of a radial alignment (radial bias), we discovered a novel perceptual advantage for horizontal contours (horizontal bias) which shows up in faster reaction times and lower detection thresholds. EEG recordings reveal neurophysiological correlates of the radial bias in a modulation of the P2 ERP component, while the horizontal bias is accompanied by an increase in the amplitude of the P3 ERP component. Radial and horizontal biases combine independently in both the psychophysical and EEG data. Surprisingly, these effects are absent for contours defined by a higher contrast than background elements, suggesting that they specifically target integration processes on curvilinearly aligned edges and potentially use the same neural substrates.

7.2 Introduction

Contour integration is a fundamental computation in object recognition and is of great importance in the perception of natural images. In contour integration, colinearly aligned edge elements are grouped into coherent percepts of contours. This process helps to find borders between different objects and thus supports image segmentation.

In this article, we will investigate how global integration processes combine and interact with contour integration of local edge elements. Properties and mechanisms of contour integration in humans have been studied extensively in numerous experiments: Contour integration in general is governed by the rule of good continuation which was formulated as one of the Gestalt principles (Wertheimer, 1923). Edge elements are integrated into contours if their orientations are aligned in a collinear fashion. Hereby different factors like the precision of alignment, the spacing between elements, the curvature of the contour path (Hess, Hayes, & Field, 2003) and the total number of elements (Braun, 1999) affect the saliency of a contour. Best contour detection performance is achieved for long and linear and for closed contours with perfectly aligned elements (Braun, 1999; Kovacs & Julesz, 1993; Mathes & Fahle, 2007). An influential concept for understanding all these effects was established by introducing the ‘association field’, which quantifies how likely two edges with specific positions and orientations in the visual field belong to a contour (Field, Hayes, & Hess, 1993; Marr & Hildreth, 1980; Williams & Thornber, 2001). The association field in conjunction with a purely local grouping rule can explain the majority of experimental observations in contour integration (Hansen & Neumann, 2008; Z. Li, 1998; Mundhenk & Itti, 2005; Ursino & La Cara, 2004). This includes some global properties like the perceptual advantage for closed in comparison to open contours (Mathes & Fahle, 2007). It has been shown that the association field can be derived from edge co-occurrences in perceptually salient contours in natural images, which then quantitatively predicts contour detection performance in humans (Geisler & Perry, 2009; Geisler, Perry, Super, & Gallogly, 2001; Sigman, Cecchi, Gilbert, & Magnasco, 2001). In conclusion, it seems that contour integration is fully explained by purely local integration mechanisms.

Consistent with these observations, electrophysiological and functional imaging studies indicate that contour integration is realized in early visual areas with local receptive

fields. For example, evidence for contour integration starting very early and taking place even without the subject's awareness was given by (Tarokh, 2009): When comparing trials in which a contour embedded in a randomly oriented field of Gabor patches was present, but not perceived, with trials in which no contour was present, the evoked potential in EEG recordings was modulated approximately 130-230 ms post-stimulus. In electrophysiological recordings during a contour detection task, W. Li, Piech, & Gilbert, 2006 observed stronger neuronal responses in monkey V1 neurons when the contours were correctly detected as opposed to when the same visual contours were not detected or unattended. Another indicator for contour integration taking place in the early visual system are psychophysical studies demonstrating that macaques are able to rapidly detect contours that were presented for only 30-60 ms (Mandon & Kreiter, 2005). fMRI studies suggest that early visual areas (i.e., striate and extrastriate retinotopic regions) are involved in the analysis of local image features whereas higher visual areas (i.e., inferotemporal regions) are involved in the recognition of global shapes (Altmann, Bulthoff, & Kourtzi, 2003). Selectivity of V1 activation for orientation and for collinear contours was measured with fMRI (Kourtzi, Tolias, Altmann, Augath, & Logothetis, 2003). However, there are also indications that contour integration is modulated by later processes: for example, in human EEG studies the amplitude of the P3 ERP component is modulated by the alignment of contour elements, with higher amplitudes being observed for perfectly aligned contours as compared to misaligned contours (Mathes, Trenner, & Fahle, 2006).

It has been hypothesized that contour integration in early visual processing is based on recurrent interactions between neurons with similar orientation tuning, linked across large distances within early visual areas by long-range horizontal axons (Altmann et al., 2003; Gilbert, 1992, 1998; Gilbert & Wiesel, 1992; Kapadia, Ito, Gilbert, & Westheimer, 1995; Kapadia, Westheimer, & Gilbert, 1999; Stettler, Das, Bennett, & Gilbert, 2002). These axons could form the anatomical substrate for an association field which implements the rule of good continuation.

Although this evidence suggests that contour integration can be well explained by a local integration process, it is well known that feature integration in particular, and thus shape perception and object recognition in general, are strongly modulated by global factors such as the greater stimulus context and the actual behavioural task. In the following three prominent factors are introduced, which influence shape perception:

Eccentricity

It has been shown that performance decreases with the eccentricity of the contour in the visual field (Hess & Dakin, 1997, 1999; May & Hess, 2007; Nugent, Keswani, Woods, & Peli, 2003).

One further example is shape detection and discrimination of contours such as circles or ellipses which have good Gestalt properties in addition to the colinearity of the single edge elements. For these contours, human performance does not decrease with eccentricity, but remains nearly constant from the fovea to up to 35° in the visual periphery (Kuai & Yu, 2006). This enhanced peripheral performance might result from additional mechanisms that target detection of other good Gestalt properties on top of basic contour integration processes.

Cardinal versus Oblique

Another example of a global factor influencing shape perception is that visual performance is better in response to vertical and horizontal (cardinal) stimuli than oblique ones in many visual tasks (using different visual stimuli like lines, edges, gratings and shapes). This phenomenon is known as the oblique- or orientation-effect (Apelle, 1972; Bilodeau & Faubert, 1999; Mansfield, 1974; Regan, 1989). The oblique effect appears in a wide variety of psychophysical tasks investigating grating resolution and contrast sensitivity (Apelle, 1972; Camisa, Blake, & Lema, 1977; Regan, 1989; Reisbeck & Gegenfurtner, 1998). Oblique stimuli have a diminished saliency in detection and discrimination tasks in comparison to cardinal stimuli. It has been shown that this effect is not caused by optical factors of the eye (Apelle, 1972), and is not visible in the electroretinogram but in cortical ERPs (McMahon & MacLeod, 2003). The oblique effect was first observed in neurophysiological data by Moskowitz and Sokol: for the P1 ERP component, occurring 100-130 ms post stimulus onset, amplitudes recorded over the occipital cortex for obliquely oriented gratings have been shown to be smaller than for vertically oriented gratings (Moskowitz & Sokol, 1985).

The impact of the global factors target orientation and alignment on perception are also observed in fMRI recordings: In a recent investigation a significant anisotropy in the

BOLD response within early visual areas (V1, V2, and V3) in which horizontal sinusoidal gratings evoked a reduced response in comparison to vertical sinusoidal gratings was measured (Mannion et al., 2010a, 2010b).

Radial Alignment

A further anisotropy was demonstrated by the results of the same group in a study in which increased responses were observed for motion-defined contours which were oriented radially to the point of fixation in V1, V2, V3 and hV4. Again, these results indicate a sensitivity of visual processing to global factors already in early visual areas. Further evidence for the impact of the global context on early visual processing is given by (Schendan & Lucia, 2010). They investigated the temporal dynamics of object-sensitive activity in EEG recordings. ERPs show activation in the posterior cortex during the P100 (95-140 ms) and the N170 (145-175 ms), reflecting figure-ground segregation, and during the P200 (200-300 ms), reflecting perceptual grouping.

A Possible Generation of Local and Global Processes in the Same Visual Areas

The above described findings on different factors influencing shape perception indicate that these might be bound to local processes and generated within the same areas as these local processes.

They are consistent with anatomical and electrophysiological data: long-range horizontal axons in V1 may extend up to 7 mm on the cortical surface in macaques (Stettler et al., 2002). Thus they are capable of mediating interactions over much larger distances in the visual field as only between two neighbouring edge elements in a contour, depending on the distance of the neighbouring edges. Contextual modulations supporting figure-ground segmentation (Lamme & Roelfsema, 2000; Lamme, Zipser, & Spekreijse, 1998) and figure-border assignment processes (Bakin, Nakayama, & Gilbert, 2000; Zhou, Friedman, & von der Heydt, 2000) have been found in the neuronal responses recorded from visual areas as early as V1 and V2. Indeed models for visual cortical information processing could demonstrate that interactions as anatomically found in V1 and V2 are capable to

explain a wide range of global, spatio-temporal modulations in local Vernier element discrimination (Hermens, Luksys, Gerstner, Herzog, & Ernst, 2008; Herzog, Ernst, Etzold, & Eurich, 2003).

In summary, local feature integration processes and global contextual modulation of shape perception take place in parallel, and are both localized in early visual areas, potentially using the same neural substrates. This opens the question how global factors influence and interact with contour integration. We investigate this question in three experiments by combining psychophysical studies with electrophysiological recordings in a contour integration paradigm. In the first experiment, we determine detection thresholds for different contour configurations. Hereby we vary four different global factors systematically. These are (i) the orientation of the contour, (ii) the orientation of the screen, (iii) the eccentricity of contours and (iv) the alignment of the contour to the fixation cross (radial vs. tangential). We hypothesized a modulation of contour integration by factors iii ((Hess & Dakin, 1997, 1999; May & Hess, 2007; Nugent et al., 2003) and iv (Mannion, McDonald, & Clifford, 2010a; Mannion et al., 2010b). Surprisingly, we also find that factor i has a strong influence, and that the modulations resulting from factors i and iv superimpose almost linearly.

These two factors are more closely investigated in the second experiment, where we measure reaction times (RTs) and event-related potentials (ERPs) for different contour stimuli to identify neurophysiological correlates underlying their perceptual differences. We assume that decreases in detection thresholds should lead to faster reaction times, which we can confirm for all stimulus conditions. For the factors contour alignment and contour orientation, we identify different ERP components which independently modulate the EEG. Our psychophysical data is consistent with our EEG recordings which reveal the origin of these modulatory effects in the P2 and P3 components of occipito-parietal brain areas.

The third experiment combines detection threshold and RT measurements to investigate if shape alignment and orientation are global factors modulating contour integration in general. Surprisingly, we find that they only effect contour integration of aligned edge configurations, but not contour integration of edge configurations defined by similar contrasts.

This article is concluded by a discussion of the consequences of these findings for visual information processing, together with putative neural mechanisms underlying the observed phenomena.

7.3 Experiment 1: Methods & Results

Subjects

10 paid subjects participated in the experiment (mean age: 22.1 ± 2.6 , range: 18-25), 8 of them right handed, 6 of them females, with normal or corrected to normal binocular vision by means of the Freiburger Visus Test (Bach, 1996). The subjects gave written informed consent prior to participation.

Materials and Task Procedures

Stimuli were composed of a field of randomly oriented Gabor edges as background into which an elliptic contour in either horizontal or vertical orientation was embedded in one of the hemifields. The contour was composed by 13 linearly aligned Gabors. Gabor elements (contour as well as background elements) were rendered using the product of a two-dimensional Gaussian function and a planar sine wave. The following formula was applied:

$$G_{x_c, y_c, \theta, \sigma_G}(x, y) = G_m + G_0 \exp\left(-\frac{(x-x_c)^2 + (y-y_c)^2}{2\sigma_G^2}\right) \cos\left(\frac{2\pi}{\lambda}[(x-x_c)\cos\theta + (y-y_c)\sin\theta] + \phi_G\right)$$

where (x_c, y_c) is the position of the edge element and θ its orientation. λ is the wavelength and σ_G is the width of the gabor element. G_0 denotes the contrast and G_m the mean background luminance. The phase is chosen randomly for each individual Gabor patch.

After generating the contour we randomly added background elements, ensuring that the distance distributions between contour elements, between background elements, and between contour and background elements are the same. This way the position of the contour cannot be inferred from the location of the edge elements alone.

In order to measure detection thresholds (DTs), a three-up one-down staircase procedure was used. The factor modulated by the staircase was the maximum deviation of the

orientation of the Gabor elements forming the elliptic contour from perfect alignment (the orientation jitter). This orientation jitter could vary between 0 and 90 degrees. Using an angle of 0° resulted in a highly salient contour, while using an angle of 90° resulted in a totally non-salient contour with random edge orientations). When for example an orientation jitter of 10° was chosen the actual orientation of an edge element was drawn from an equidistribution between + 10° and - 10° deviation from putative alignment. An angle of 15 degrees was used as start value, resulting in a salient contour. Due to the three-up one-down staircase used in this experiment, three correct responses had to be given for increasing the orientation jitter by one degree, thus decreasing the saliency of the contour. One incorrect response resulted in decreasing the orientation jitter by one degree, thus increasing the saliency of the contour. We used steps of one degree because they are both large enough for the staircase to converge in 200 trials, and small enough for characterizing differences between the conditions we tested. For calculating the detection thresholds we averaged over the reversal points of the last 100 of the 200 trials in total (Treutwein, 1995).

We independently varied four different, global factors of the stimulus: (i) the orientation of elliptic contours (horizontal vs. vertical), (ii) the orientation of the rectangular screen (long axis in horizontal vs. in vertical direction, by rotating the whole CRT), (iii) the viewing distance (near=60 cm vs. far=120 cm) and (iv) the positioning of contours on the screen (presentation on the horizontal meridian on the left or right side of the screen vs. presentation on the vertical meridian on the top or bottom of the screen). A schematic overview of the experiment used in this study as well as the stimulus categories are presented in figure 1.

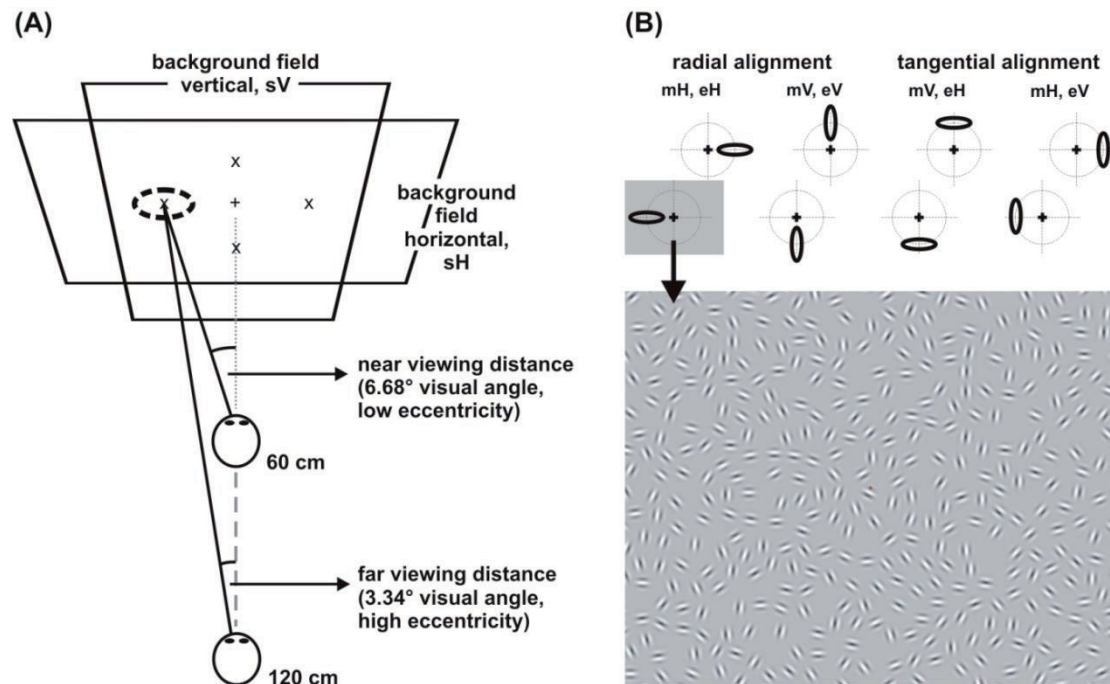


Figure 1. Schematic overview of the experiment and the stimulus categories

Four different, global factors of the stimulus were varied: (A) Two of these factors were screen orientation (sH=horizontal or sV=vertical) and distance (near or far). Different screen orientations were realized by rotating the whole CRT. By seating the participants either 60 cm (near) or 120 cm (far) from the screen, the contour was seen at different eccentricities. (B) The other factors were contour placement on the horizontal or vertical meridian (mH or mV), and contour/ellipse orientation (eH=horizontal or eV=vertical). On the horizontal meridian, contours were presented on the left or on the right of the fixation cross. On the vertical meridian, contours were presented above or beneath the fixation cross. A radial alignment of contours resulted from the configurations (eH, mH) and (eV, mV), while a tangential alignment was realized by the configurations (eH, mV) and (eV, mH). An example stimulus is shown at the bottom of (B) for the configuration marked by the grey rectangle: A horizontal ellipse to the left of the fixation cross, which is formed by 13 colinearly aligned Gabor patches embedded into a background field of randomly oriented and positioned edges on a horizontal screen.

The major stimulus features influenced by rotating the screen were the orientation of the background field surrounding the contour, and the rectangular border of the CRT enclosing this field. By adjusting viewing distance, the same stimuli were projected onto a smaller part of the visual field, thus changing simultaneously the size of the background field, sizes of the Gabor elements, and size of the ellipse. In addition, eccentricity of the contour position was reduced by a factor of two in the far viewing condition.

In the middle of the screen a fixation cross was presented. Contours were positioned, depending on the experimental condition, to the left, right, top or bottom of the fixation cross. In the 60 cm distance condition the eccentricity of the center of the ellipse from the fixation cross was 6.68 arcdeg, in the 120 cm distance condition it was 3.34 arcdeg.

Participants had to perform a two-alternative-forced-choice task (2-AFC) and were instructed to fixate the fixation cross during the whole experiment. In the condition where ellipses were presented on the horizontal meridian, a green button had to be pressed when the contour was perceived on the right, and a red button when the contour was perceived on the left hemifield. In the condition where ellipses were presented on the vertical meridian, a green button had to be pressed when a contour was presented on the top, whereas a red button had to be pressed when a contour was presented on the bottom hemifield. One button was pressed with the left, the other with the right index finger, and hands were changed after half of the experiment.

The first part of the experiment was a practice session consisting of 100 trials. A trial started with a 900 ms fixation period, showing the fixation cross in front of a grey background. It was followed by a 100 ms stimulus period and a response period without time limit. Then the main session started consisting of 8 blocks containing 200 trials each. In each block, all possible contour positionings were shown to the same proportion. The first four blocks were carried out using the horizontally oriented screen, presenting the stimuli on the horizontal meridian in block one and on the vertical meridian in block two with a screen-observer distance of 60 cm in both blocks, repeating the same procedure in blocks 3 and 4 with a screen-observer distance of 120 cm. In blocks 5 to 8, the procedure was analogous except for the screen orientation being vertical after rotating the CRT 90° to the left.

The actual stimulus was chosen in random order from a pool of 1000 stimuli, such that the same participant never saw the same stimulus twice. The actual orientation jitter required by the staircase algorithm was applied to the orientations of the contour elements online.

Stimuli were presented on cathode ray tubes (CRT) running at a refresh rate of 75 Hz with a resolution of 1280x1024 pixels. Monitors were calibrated using a luminance meter, and displayed the Gabor edges on a grey background with a uniform luminance of 37.125 cd/m². Randomized Gabor fields consisted of 392 – 406 elements overlaying a homogeneous grey background and contours were shaped by 13 elements, which in perfect alignment formed an ellipse. The ellipses varied in diameter between 9.5 arcdeg and 10.4 arcdeg and the length ratio of the long axis to the short axis (elongation) was 2:1.

Matlab (Version 7.6.0.342) and the Psychophysics Toolbox 3.0.8 (Brainard, 1997; Pelli, 1997) were used for creating the stimuli, controlling the experiment and recording the observer's responses.

Results

First we analyzed which stimulus factors modulate the visibility of the contours. The four factors were ellipse orientation (ellipse horizontal, eH or ellipse vertical, eV), screen orientation (screen horizontal, sH or screen vertical, sV), viewing distance (near or far) and ellipse alignment (radial or tangential). Here we chose ellipse alignment instead of contour position on the vertical or horizontal meridian as our fourth factor, because previous literature suggests that alignment is a strong factor in modulating target visibility. The presentation of eH on mH as well as the presentation of eV on mV resulted in a radial ellipse alignment, whereas the presentation eH on mV and of eV on mH resulted in a tangential ellipse alignment. A four-factorial repeated measures ANOVA on DTs with factors as introduced above showed significant effects for Ellipse Orientation [$F(1, 9)=12.066$, $p<.01$] , Viewing Distance [$F(1, 9)=20.953$, $p<.01$] and Ellipse Alignment [$F(1, 9)=68.467$, $p<.001$]. The factor Screen Orientation yielded no significant effect [$F(1, 9)=.382$, $p>.05$]. A trend was found for the combination Screen Orientation and Ellipse Orientation [$F(1, 9)=3.526$, $p<.1$]. No other significant interactions for combinations of two factors were found (Ellipse Eccentricity and Ellipse Orientation

[$F(1, 9)=.830, p>.05$], Screen Orientation and Ellipse Alignment [$F(1, 9)=.116, p>.05$], Ellipse Eccentricity and Ellipse Alignment [$F(1, 9)=.682, p>.05$], Ellipse Orientation and Ellipse Alignment [$F(1, 9)=.153, p>.05$]. All other three- and four-factor interactions were also not significant and hence are not shown. In Figure 2 (A) the mean orientation jitters at DT are plotted according to the significant effects observed, grouped based on their alignment relative to the fixation point (radial and tangential) and ellipse orientation. This ordering yields four groups (eH-mH, eV-mV, eH-mV, and eV-mH), where the first two groups correspond to a radial alignment of the ellipses towards the fixation point, while the second two groups correspond to an alignment of the ellipses tangentially to a circle with center at the fixation spot. Note that DT and orientation jitter are inversely related to each other: The higher the orientation jitter that can be applied to the stimuli while they are still being visible, the lower is the detection threshold. In agreement with previous findings, it can be seen that radial alignment yields lower DTs than tangential alignment of the stimuli. Furthermore, contours seen from a large viewing distance yield lower DTs compared to those seen from a lower viewing distance. The latter effect is compatible with the observation that contours at lower eccentricities in the visual field yield higher detection performances (Hess & Dakin, 1997, 1999; May & Hess, 2007; Nugent et al., 2003). To our surprise, horizontal contours yield higher DTs than vertical contours. In order to check the latter finding statistically, we calculated the differences between the DTs of the horizontal and vertical contours, resulting in eight difference values for the eight stimulus conditions (Figure 2 B).

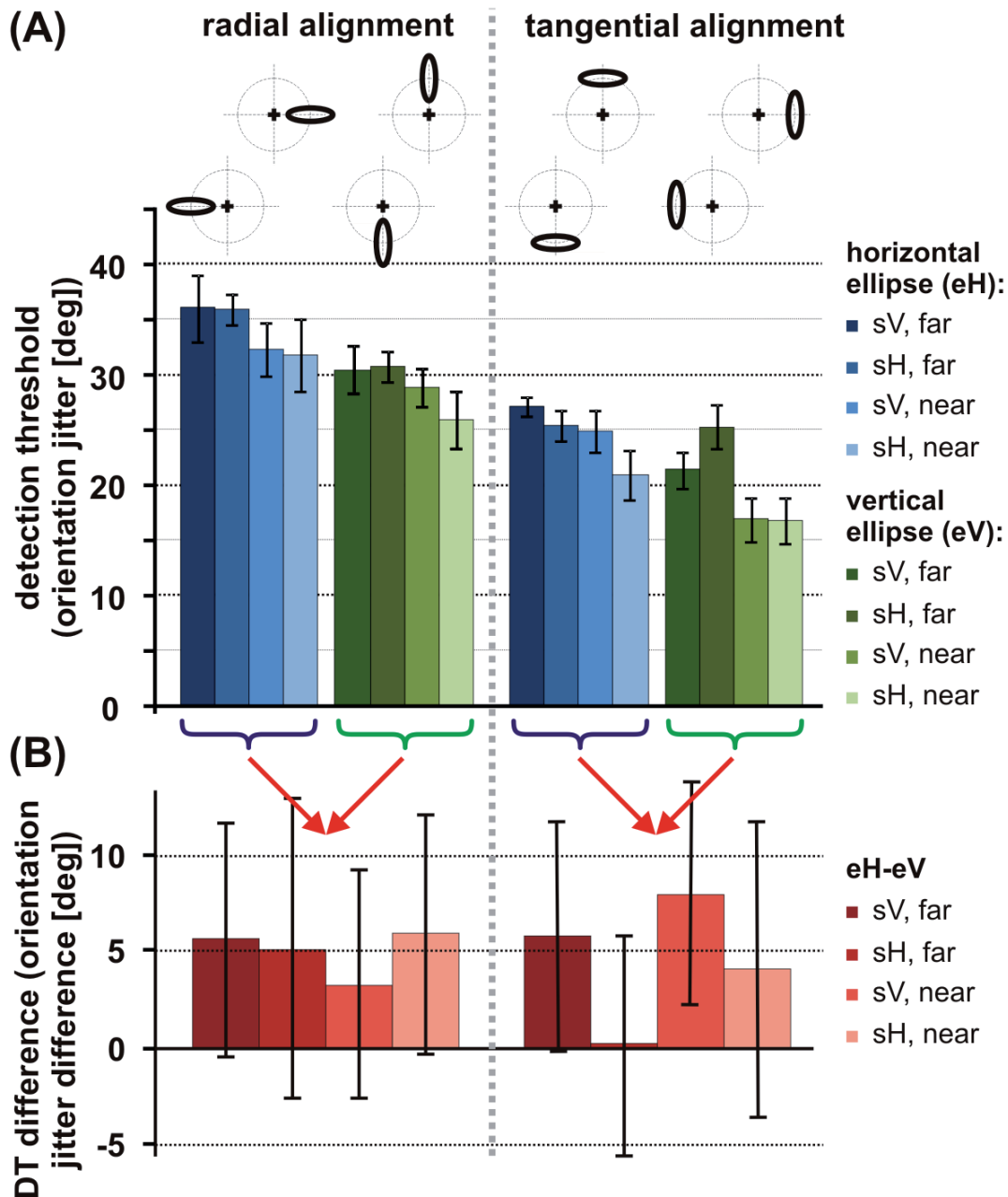


Figure 2. Detection thresholds and threshold differences for various combinations of geometrical factors in contour placement and context

Abbreviations in both panels are as follows: V=vertical, H=horizontal; s=screen orientation, e=ellipse (contour) orientation, near/far=near or far screen distance.

(A) Detection thresholds and standard errors over subjects for different stimulus configurations. Thresholds are quantified as the maximum amount of orientation jitter for which subjects still reach ~80% contour detection performance (i.e. the higher the orientation jitter, the lower the thresholds). DTs are split into two main categories, for radial contour

alignment (left) and tangential contour alignment (right). These categories are subdivided into subgroups of four DTs for horizontal contours (blue shading) and four DTs for vertical contours (green shading). Each subgroup contains the DTs for different screen orientations and distances, in the order as displayed in the figure legend to the right. Comparison of the data across the two main categories clearly reveals that radial contour alignment leads to lower DTs than tangential alignment (radial bias). Within the subgroups, DTs are lower for lower eccentricities of the contour. (B) Comparison of the data across the subgroups within each main category shows that horizontal contours are always better to detect than vertical contours (horizontal bias) with the same alignment, as quantified by computing the DT differences for the corresponding conditions from eH and eV.

These findings indicate that for the same alignment, horizontal contours are detected easier than vertical contours, and that for the same contour orientation, contours aligned radially to the fixation spot (i.e. eH on mH) are detected easier than contours aligned tangentially. We will term these two effects horizontal bias and radial bias, respectively.

Interaction between radial and horizontal bias

We have seen that both horizontal and radial biases improve perception of elliptic contours. When these biases are combined (e.g. by a radial alignment of horizontal ellipses as in Figure 2 A in the first block), they have a stronger effect as any of the biases alone (e.g. by a radial alignment of vertical ellipses or a tangential alignment of horizontal ellipses as in Figure 2 A in the middle two blocks) in comparison to conditions where no such bias is present (e.g. by a tangential alignment of vertical ellipses as in Figure 2 A in the right block). If these biases act independently during contour integration, and if the corresponding processes are not saturated, we expect that their influences on the DT even combine additively. We tested this hypothesis on the data from Experiment 1.

Our hypothesis makes the assumption that DTs for the condition where the horizontal as well as the radial bias are present (ellipse oriented horizontally on the horizontal meridian) are composed out of the sum of the following components:

- (i) the DT without a bias (extracted from the condition where a vertical ellipse is presented on the horizontal meridian, resulting in a DT which is neither influenced by the horizontal nor by the radial bias)
- (ii) the DT difference caused by the horizontal bias (extracted from the condition where a horizontal ellipse is presented on the vertical meridian, resulting in a DT influenced by the horizontal bias, because the ellipse is oriented horizontally but not aligned radially)
- (iii) the DT difference caused by the radial bias (extracted from the condition where a vertical ellipse is presented on the vertical meridian, resulting in a DT influenced by the radial bias, because the ellipse is not oriented horizontally but radially aligned)

Extractions were made from the original data. Predictions were first calculated for each observer and for each of the single conditions, resulting in four comparisons per observer (far distance, alignment on horizontal meridian; far distance, alignment on vertical meridian; near distance, alignment on horizontal meridian; near distance, alignment on vertical meridian). We compared the predicted DTs with the DTs measured in the condition eH-mH, in which we assume a combination of horizontal and radial bias to be

present. For all comparisons, paired T-tests showed no significant differences. As well as for the single conditions a paired T-test [$t(9) = .15$, $p = .887$] on the differences between predicted and real DTs for the pooled four conditions yielded no significant differences. Corresponding plots are shown in figure 3.

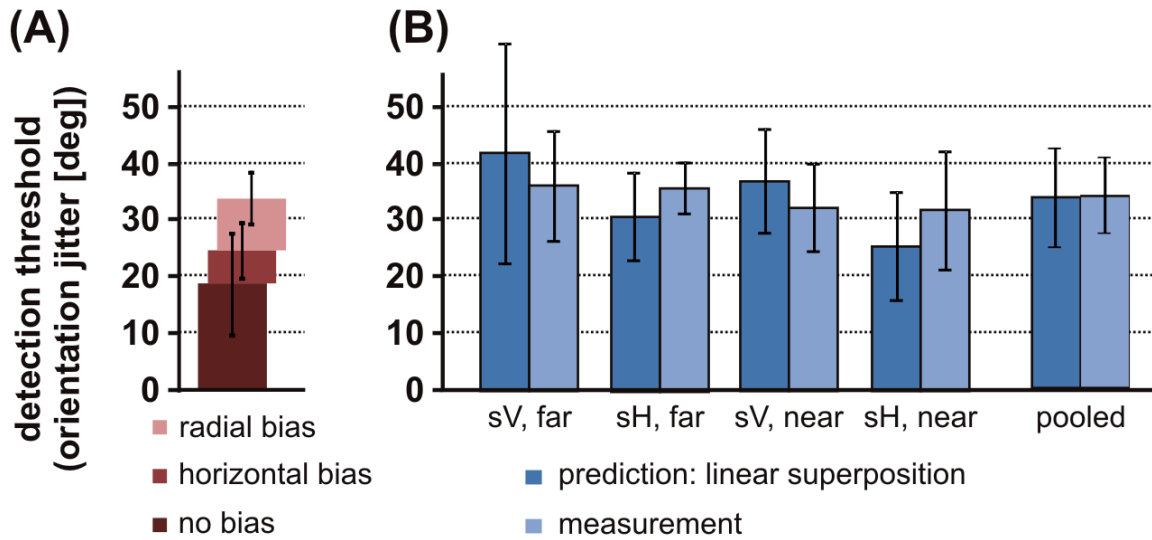


Figure 3. Comparison between predicted and measured detection thresholds for combined horizontal and radial biases

Abbreviations are as follows: V=vertical, H=horizontal; s=screen orientation.

(A) Computation of the predicted DT: The prediction is a sum of (i) the DT of a configuration with no bias (dark red), plus (ii) the DT difference caused by the horizontal bias alone (medium red), plus (iii) the DT difference caused by the radial bias alone (light red). Error bars show standard deviations over the mean of the extracted DTs over all observers.

(B) The predicted linear superpositions (dark blue) for four stimulus configurations, where the horizontal as well as the radial bias are present, in comparison to the real measurements (light blue). Error bars show standard deviations over observers. No significant differences are found between predicted and real measurements. The bars on the right compare predicted and real DT values for the pooled data from the four conditions presented on the left. As for the single conditions, no significant difference is observed.

Since no differences between predicted and real DTs are observed, these results support our hypothesis that horizontal and radial bias sum linearly during integration of contours.

In the first experiment we observed a horizontal and a radial bias in DTs. In order to investigate the electrophysiological mechanisms underlying horizontal and radial bias and to check whether the observed effects are modulating reaction times we conducted a second experiment. We assume that both biases should be reflected in RTs as well in ERPs.

7.4 Experiment 2: Methods & Results

Subjects

20 paid subjects participated in the experiment (mean age: 25.2 ± 4.3 range: 18-31), 18 of them right handed, 8 of them females, with normal or corrected to normal binocular vision by means of the Freiburger Visus Test (Bach, 1996). The subjects gave written informed consent prior to participation. The study was approved by the ethics committee at the University of Bremen.

Materials and Task Procedures

Stimuli consisted of a field of randomly distributed and randomly oriented Gabor edges into which either no contour, or an elliptic contour was embedded in one of the hemifields. The algorithm used for creating the placement of edges was the same as used in Experiment 1. Additionally to the horizontal and vertical contours used in the first experiment, the second experiment contains oblique (oblique left and oblique right) contours as well as stimuli only consisting of a field of randomly distributed and randomly oriented Gabor elements lacking an embedded contour.

Instead of detection thresholds, in this experiment reaction times (RTs) were being measured. Participants were seated in front of a computer-controlled CRT and were asked to indicate whether a stimulus contained a contour or not (2 AFC design). They had to

respond by pressing a red or a green button, which was held in the left or right hand, respectively. During the experiment an EEG was recorded.

The task was composed as a queue of ‘yes and no trials’ and ran until 800 correct answers had been given. The participants were instructed to decide whether a contour was present or not, and to respond after each trial in which a contour was present with ‘yes’ by pressing the green button while responding ‘no’ by pressing the red button whenever a contour was absent. If an incorrect answer was given, the trial was considered as invalid and repeated with a new Gabor field from the stimulus pool. The percentage of contour and no-contour stimuli in the valid trials was counterbalanced to be 50%. A full trial was composed of four periods: (I) A fixation period of 900 ms, which consisted of a uniformly gray screen with a dark red fixation cross of a size of 0.76 arcdeg at the center of the screen. This fixation cross remained on the CRT during all subsequent periods. (II) Presentation of the Gabor field with or without an embedded contour for 106 ms. (III) Response interval of maximally 900 ms with a uniformly gray screen, during which participants were requested to give their response. (IV) After responding or exceeding the 900 ms time interval the trial ended with a 200 ms feedback period. During this period the fixation cross switched its color, thus informing the subject about the correctness of the response.

As described above, stimuli contained either no contour (400 stimuli), or a contour with one out of four possible ellipse orientations (horizontal, eH; vertical, eV; oblique left, eOL; and oblique right, eOR) in one out of two possible hemifields (4 orientations X 2 hemifields X 50 stimuli = 400 stimuli in total). For each trial, one out of these nine different stimulus classes was selected randomly. Prior to the main experiment a two minute practice session was carried out.

Participants were divided into two groups. For group mH (N=10 observers), the center of each contour was positioned on the horizontal meridian, either on the left or right side (hemifield) of the screen. For group mV (N=10 observers), the center of each contour was positioned on the vertical meridian, either on the upper or lower half (hemifield) of the screen.

Stimuli were presented on a 19” CRT running at a refresh rate of 75 Hz with a resolution of 1280x1024 pixels. The monitor was calibrated using a luminance meter, and displayed

the Gabor edges on a grey background with a uniform luminance of 37.125 cd/m². Screen-observer distance was 60 cm. Mean luminance of the stimulus screen was 70 cd/m². Randomized Gabor fields consisted of 392 – 406 elements overlaying a homogeneous grey background. Contours comprised 13 elements, which in perfect alignment formed an ellipse. The ellipses varied in diameter between 9.5 arcdeg and 10.4 arcdeg and their elongation (aspect ratio) was 2:1. The center of each contour was positioned at a distance of 7.6 arcdeg from the fixation cross, either on the left or right hemifield (group mH), or on the upper or lower hemifield (group mV).

Matlab (Version 7.6.0.342) and the Psychophysics Toolbox (Version 3.0.8, (Brainard, 1997; Pelli, 1997)) were used for creating and presenting the stimuli, controlling the experiment, recording the responses, and sending a marker signal for synchronizing the data to the EEG-recording system during the duration of each stimulus presentation.

EEG Data Acquisition and Analysis

For the recording of event-related potentials (ERPs) a Nihon Kohden Neurofax EEG 1100 G was used. Due to visual processing being the primary target of our interest 23 electrodes with a main focus on occipital and parietal regions (O2, Oz, O1, PO8, PO4, POz, PO3, PO7, P8, P4, Pz, P3, P7, T8, C4, Cz, C3, T7, F8, F4, Fz, F3, F7) were employed in accordance with the 10/20 system. Additionally, two earlobe electrodes (A1 and A2) in combination served as reference, while two combined EOG-electrodes enabled the monitoring of eye-movements, resulting in a total of 27 recorded channels. Data was collected using the Nihon Kohden Neurofax EEG 1100 data acquisition software. The data was recorded with a sampling rate of 500 Hz. For all electrodes, impedance was kept below 10 k Ω . In addition, a digital trigger signal from the stimulus presentation system was recorded in parallel to the analog EEG channels. EEG data was converted from the proprietary Nihon-Kohden into EDF+ format. The raw, unfiltered EEG data were imported into Matlab, and re-referenced to the average potential of the A1-A2 electrodes. Noise was reduced by low-pass filtering with a Butterworth filter of order 6 and cutoff frequency 30 Hz. Slow drifts in the EEG were removed by applying a high-pass filter of order 2 and cutoff frequency 2.5 Hz. Eye movements and other

artefacts were detected by thresholding the resulting potentials at five times their standard deviation. Trials were selected from 300 ms before stimulus onset (display of the Gabor field) until 700 ms after stimulus onset in artefact-free periods of the recording, and stored for subsequent analysis (see below).

Behavioral Results

The behavioral data shows an advantage, i.e. a reduction of mean reaction times over observers by up to ~30 ms, for horizontal contours. Normal distribution of mean RTs over observers was tested and validated using the Kolmogorov-Smirnov test. A repeated measures ANOVA with the within-subjects factor ellipse orientation (eH, eV, eOL or eV) and the between-subjects factor observer group (i.e., the stimuli presented either on the horizontal or vertical meridian, group mH or mV) was carried out. Only the within-subjects factor ellipse orientation [$F(3, 54)=12,255$, $p<.001$] yielded a significant effect, meridian placement (observer group) did not yield significance [$F(3, 54)=,697$, $p>.05$]. Post-hoc paired T tests showed a significant difference between horizontal and vertical stimuli in group mH [$t(9)=-3.955$, $p<.01$] and in group mV [$t(9)=-2.861$, $p<.05$]. No differences were found between vertical and oblique stimuli (eV, eOL, eOR). These results show that horizontal elliptic contours are detected more rapidly than vertical and oblique ones, whereas no difference is observed in mean reaction times over observers for vertical versus oblique, and oblique right versus oblique left contours (Figure 4).

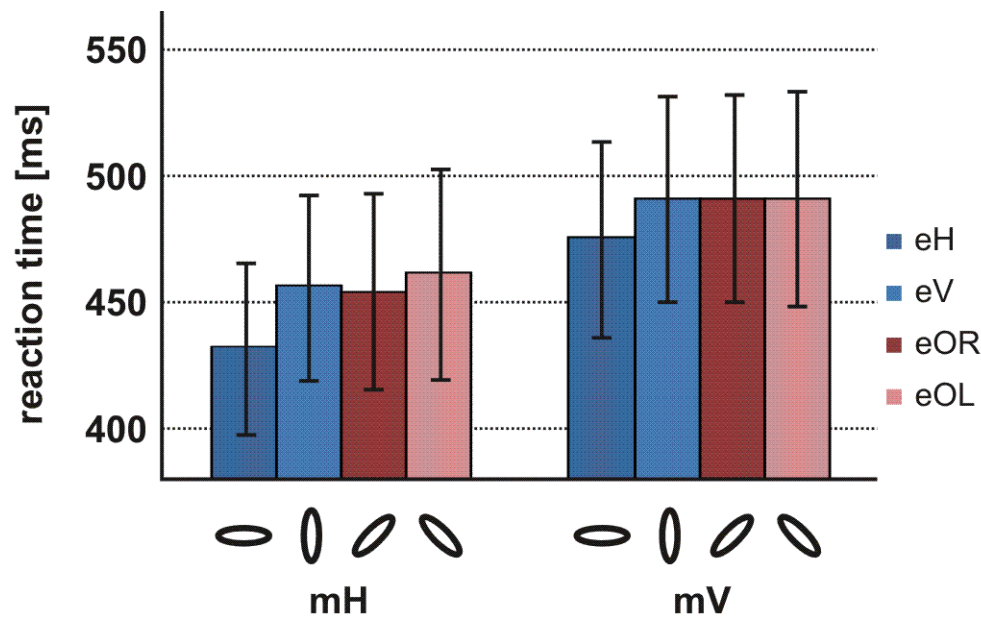


Figure 4. Reaction times for the detection of horizontal, vertical and oblique contours

Abbreviations are as follows: V=vertical, H=horizontal, OR=oblique right, OL=oblique left; m=meridian, e=ellipse (contour) orientation.

Mean RTs including standard deviations over observers for the detection of elliptic contours with different orientations for group mH and group mV. In group mH, RTs are shorter for horizontal contours as compared to vertical and oblique contours. There is no difference between vertical and oblique contours. In group mV, the same result pattern emerges. There is no significant difference between groups mH and mV.

The radial bias cannot be validated statistically in the RT domain. No significant difference is investigated when comparing the differences between eH and eV in group mH and group mV [$t(18)=.984$, $p=.338$].

These RT data support the horizontal bias observed in experiment 1 by clearly demonstrating a RT advantage for horizontal contours. The radial bias cannot be revealed statistically in the RT domain.

EEG Results

In order to investigate the electrophysiological mechanisms underlying contour integration per se, we first compared ERPs for the no-contour condition of group mH and group mV to the sum of all other conditions (eH, eV, eOL, eOR) of both groups. This was realized by calculating the difference between the sum of the no-contour condition of groups mH and mV and the sum of all remaining conditions of both groups followed by the division of this difference by two, averaged over all observers. This enables us to target the neurophysiological correlates of contour detection, because the difference contrasts the neural responses to a random Gabor field with the response to a random Gabor field with an embedded contour. The ERP differences show negative amplitudes beginning after approximately 180 ms and lasting until approx. 270 ms after stimulus onset, and positive amplitudes beginning approximately 340 ms and lasting until approx. 460 ms after stimulus onset. These amplitude differences are observed most strongly in occipital and parietal, but also temporal and central regions. ERPs for all electrodes and Kolmogorov-Smirnov Z test results are shown in figure 5.

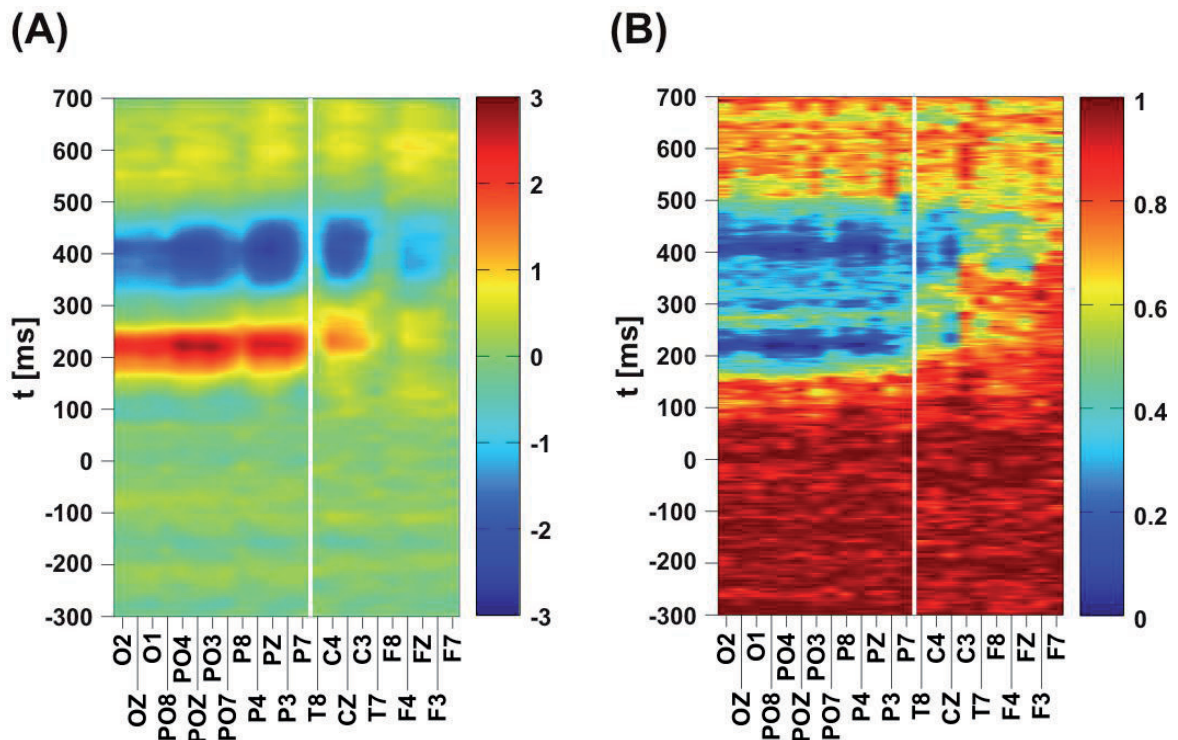


Figure 5. Signatures for contour integration in event-related potentials

(A) Mean ERP differences between trials with stimuli containing contours, and trials with stimuli containing only background elements. On the abscissa, the electrodes are plotted from occipital to frontal regions. The white line separates occipital-parietal and central-frontal regions. On the vertical axis, the time after stimulus onset is shown in ms. Differences were averaged over trials, observers and groups (mH and mV), and are scaled to μV 's (color bar). An increase in amplitudes can be found between approx. 150 ms and 250 ms post stimulus (P2) and a decrease between approx. 330 ms and 450 ms post stimulus (P3).

(B) For each observer, electrode and time point, significance of the differences between ERPs for contour and background stimuli was assessed by a Kolmogorov-Smirnov test with $p=0.05$, and the result (0=significantly different, 1=null hypothesis could not be rejected) averaged over observers and groups (color bar). The same coordinate system as in (A) was used. The effects related to contour integration seen in the P2 and P3 components of the occipital-parietal electrodes in (A) are significant for almost all subjects in each group.

For analyzing the EEG data, ERPs were calculated for both groups. To investigate the electrophysiological correlates of the horizontal and the radial bias, four comparisons were carried out by computing ERP differences between the following conditions:

- **No biases** were expected when condition eV was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mH (Figure 6, B).
- To extract correlates of the **horizontal bias alone**, condition eH was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mV (Figure 6, C).
- To extract correlates of the **radial bias alone**, condition eV was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mV (Figure 6, D).
- To extract correlates of the **combination of horizontal and radial biases**, condition eH was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mH (Figure 6, A).

We statistically evaluate differences in mean ERPs on the basis of d' levels. d' measures the separation between two normal distributions in units of their common standard deviation. Before stimulus onset, ERP differences rarely exceed $d'=0.1$, which we choose as a threshold from which we consider a difference to be significant. The results of the

four comparisons are presented in figure 6. When condition eV was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mH, in which vertical contours were presented in tangential alignment, apart from a short period around 380 ms post stimulus onset no modulation was observed. When condition eH was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mV, in which horizontal contours were presented in tangential alignment, a positive P3 component beginning approx. 300 ms after stimulus onset (SO) was observed (horizontal bias). When condition eV was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mV, in which vertical contours were presented in radial alignment, an increase followed by a decrease is observed between approx 200 ms and 300 ms post stimulus onset (radial bias).

When condition eH was compared to pooled conditions eOL and eOR in group mH, in which horizontal contours were presented in horizontal as well as radial alignment, horizontal and radial bias superimpose, with the ERP modulation by the radial bias having the opposite sign, and the modulation by the horizontal bias delayed by about 50 ms (Figure 6).

These data suggest that the horizontal bias appears in the ERPs in form of an increase of the P3 amplitude and the radial bias in form of a modulation of the P2 (either increasing or decreasing, depending on the actual contour ellipse being vertically or horizontally oriented, respectively). Both biases superimpose linearly when a horizontal contour is presented in radial alignment.

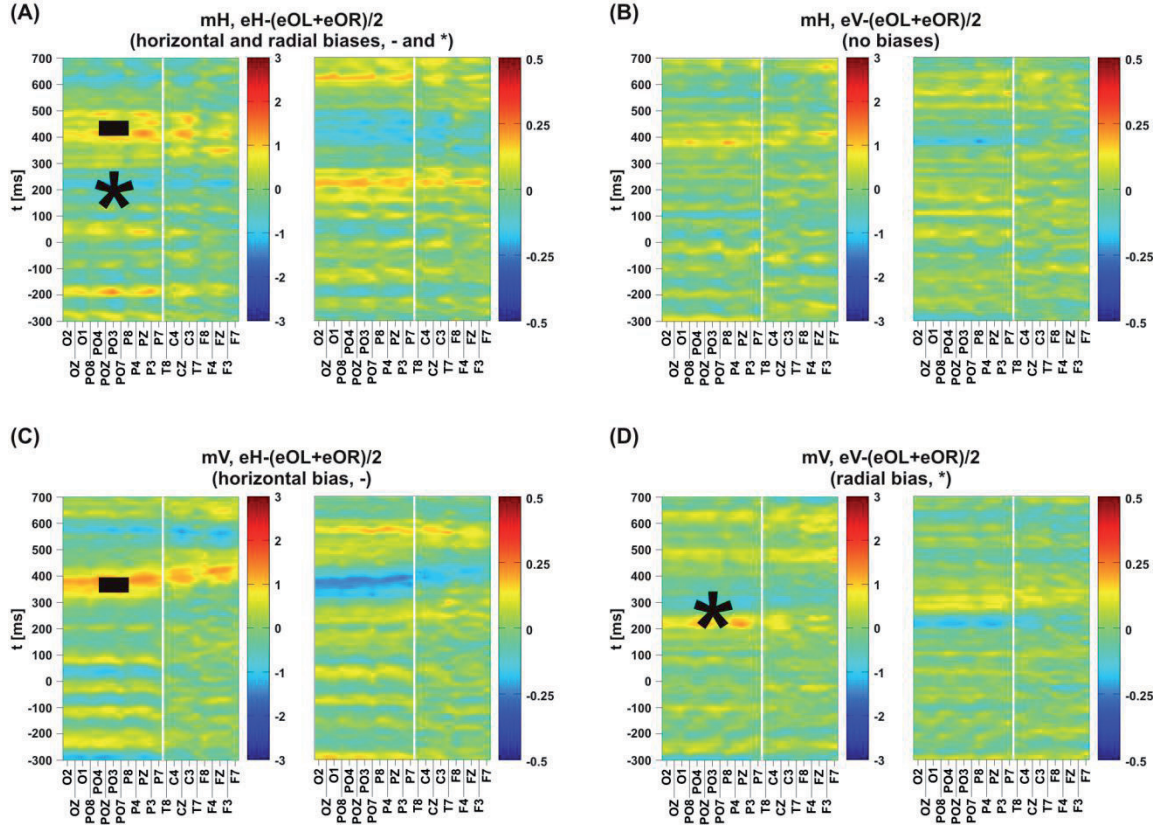


Figure 6. Signatures for horizontal and radial biases in event-related potentials

Abbreviations are as follows: V=vertical, H=horizontal, OR=oblique right, OL=oblique left; m=meridian, e=ellipse (contour) orientation.

Each subfigure consists of two plots, the left one showing the spatiotemporal ERP distribution of all electrodes averaged over all participants, the right one the corresponding d' between the ERP distributions for the two contrasted stimulus conditions, again averaged over all participants.

Mean ERP differences, averaged over trials and subjects, targeting the different biases found in the psychophysical data, with presentation of the ERP data as in Figure (5). The left plot in each panel shows the ERP differences between two stimulus configurations scaled in μV 's. The right plot shows the average d' between the distributions of the ERPs for the two configurations for each time point and each electrode, for assessing the strength of ERP separation. Each panel contrasts the neural response to a horizontal or vertical contour to the oblique configurations, which serve to define a 'baseline' with no perceptual biases. In particular, panel (A) seeks to extract the combined effect of radial and horizontal biases, while panel (B) should yield a zero ERP difference as a vertical contour on a horizontal

meridian is not subject to any perceptual bias. Panel (C) targets the effect of the horizontal bias alone, while panel (D) targets the radial bias. In (C), an increase is found between approx 300 ms and 400 ms post stimulus onset (marked by a minus sign, horizontal bias), and in (D), an increase followed by a decrease is observed between approx 200 ms and 300 ms post stimulus onset (marked by a star, radial bias). These effects superimpose in (A) (marked by a minus and a star), with the ERP modulation by the radial bias having the opposite sign, and the modulation by the horizontal bias delayed by about 50 ms. In (B), apart from a short period around 380 ms post stimulus onset, no modulation with above-average d' -values is observed.

For providing a ‘classical’ visualization of the EEG results, we averaged over the 13 parietal-occipital electrodes (O2, Oz, O1, PO8, PO4, POz, PO3, PO7, P8, P4, Pz, P3, P7) which showed all a similar modulation by the horizontal and radial biases. By averaging we were aiming at reducing the noise level to more clearly reveal differences in the potentials. These potentials are shown in in figure 7, organized in the same form as in figure 6.

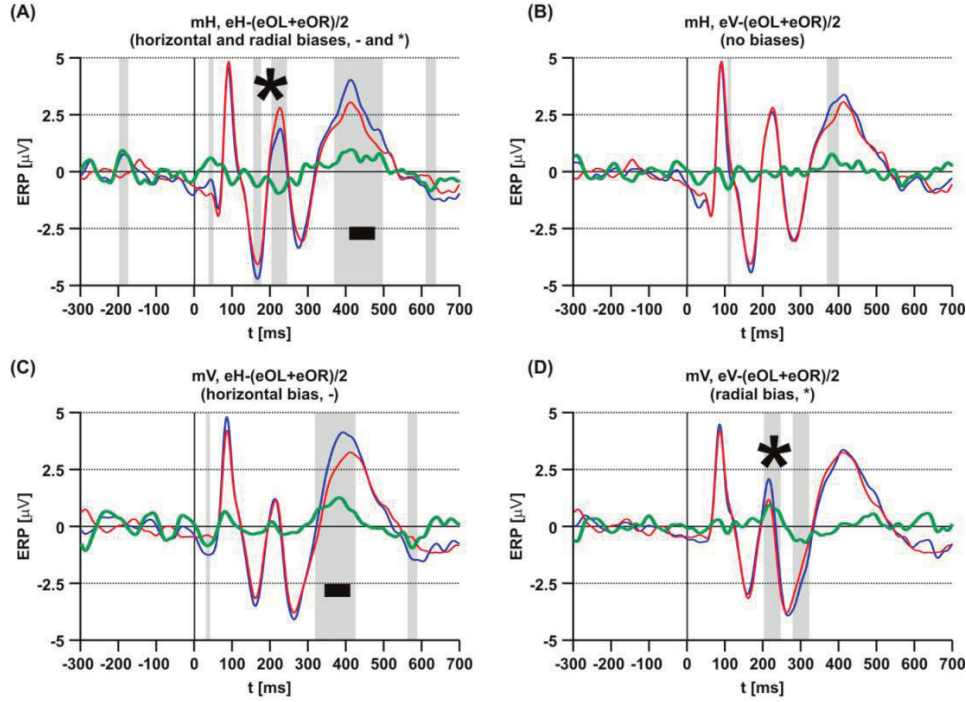


Figure 7. Averaged event-related potentials reflecting horizontal and radial biases

Abbreviations are as follows: V=vertical, H=horizontal, OR=oblique right, OL=oblique left; m=meridian, e=ellipse (contour) orientation.

Arrangement of panels, and underlying data is analogous to Figure 6, but now signal differences (green) are plotted together with the original ERPs as an average over the 13 parietal-occipital electrodes (O2, Oz, O1, PO8, PO4, POz, PO3, PO7, P8, P4, Pz, P3, P7) which were shown on the left of the white vertical lines in Figure 6. The red line always shows the ERP of the pooled oblique (eOL/eOR)-configurations. Regions shaded in grey denote time intervals where the ERP distributions of the compared conditions have an average $d' > 0.1$. The solid blue line shows the average ERPs for (A) horizontal ellipses, group mH, for (B) vertical ellipses, group mH, for (C) horizontal ellipses, group mV, and for (D) vertical ellipses, group mV.

A remaining question is whether the horizontal and the radial bias apply to contour integration in general, and not only to contour integration on colinearly aligned edge elements. In experiment 3 we investigate whether horizontal and radial bias will also be present when contours are defined by edge contrast instead of edge alignment. Here, we will measure both, reaction times and detection thresholds.

7.5 Experiment 3: Methods & Results

Subjects

10 paid subjects participated in the experiment (mean age: 23.3 ± 2.5 range: 20 - 29), 9 of them right handed, 6 of them females, with normal or corrected to normal binocular vision by means of the Freiburger Visus Test (Bach 1996). The subjects gave written informed consent prior to participation. The study was approved by the Ethics committee at the University of Bremen.

Materials and Task Procedures

In contrast to Experiments 1 and 2, Experiment 3 used contours that were defined by a higher luminance contrast of their elements in comparison to the luminance contrast of background elements. Edge orientations of both contour and background elements were now purely random, there was no alignment between contour edges. For simplicity, we will refer to contours defined by a difference in luminance contrast to the background elements as ‘luminance contours’, and to contours defined by a colinear alignment of the constituting edges as ‘alignment contours’. Experiment 3 was divided into two parts: in the first part, reaction times for horizontal and vertical elliptic contours were measured, and in the second part detection thresholds were determined.

The experimental design of the first part of the experiment was analogous to the design of experiment 2, except for the stimuli containing only a horizontal or a vertical ellipse

(which again could be presented in the left, right, upper or lower hemifield of the screen), resulting in only 400 instead of 800 trials necessary to finish the experiment (four hemifields X two contour orientations X 50 stimuli).

Both CRT screens used in the experiment provided a range of possible luminance values between 1.25 cd/m² and 73.0 cd/m². The Michelson-contrast C_m for a stimulus element with maximum luminance L_{max} and minimum luminance L_{min} is defined as $C_m = (L_{max} - L_{min}) / (L_{max} + L_{min})$. With $C_m = G_0 / G_m$ for the Gabors as defined above, Michelson contrast for the edge elements could range between $C_m = 0.00$ and 0.966, with G_M denoting the background luminance of 37.125 cd/m², and G_0 varying from 0 to 35.875 cd/m².

In the first part of the experiment, the contour elements had a maximum possible contrast of ~0.96, resulting in highly salient contours. Background elements had a Michelson contrast of ~0.24.

In the second part of the experiment, a staircase procedure analogous to the one used in experiment 1 was applied. Parameter of the staircase was the contrast of the contour elements, which could vary between minimum and maximum contrast in 64 steps of size 0.015. Start contrast was set to ~0.68, resulting in salient contours. Three correct responses had to be given for decreasing the contrast value by one step, thus decreasing the saliency of the contour. One incorrect response resulted in increasing the contrast value by one step, thus increasing the saliency of the contour.

In contrast to Experiment 1, only two global factors were varied: the positioning of the contours either on the horizontal meridian (mH), or on the vertical meridian (mV), and ellipse orientation. The orientation of the screen was always horizontal and the distance between observer and screen constantly remained at 60 cm (contour eccentricity 7.6 arcdeg). In all other aspects the experimental design was analogous to the design in experiment 1 with two blocks of 200 trials each. During the first block stimuli were presented on the horizontal meridian, and during the second block stimuli were presented on the vertical meridian of the screen.

Stimuli in both blocks of the experiment were presented on 19" cathode ray tubes (CRT) running at a refresh rate of 75 Hz with a resolution of 1280x1024 pixels. These monitors were connected to an Intel Core 2 Duo System equipped with a NVIDIA GeForce 7300

LE graphics adapter. Both monitors were calibrated using a luminance meter, and displayed the Gabor edges on a grey background with a uniform luminance of 37.125 cd/m².

Matlab (Version 7.6.0.342) and the Psychophysics Toolbox (Version 3.0.8, Brainard, 1997; Pelli, 1997) were used for creating and presenting the stimuli, controlling the experiment and recording the responses.

Reaction Time Results

As already seen in Experiment 2, mean RTs over observers for horizontal and vertical ellipses, when contours are generated by their elements differing in alignment from the background elements (alignment contours, aC), significantly differ. Paired T-tests yielded significant effects in condition mH [$t(9)=-3.955$ $p<.01$] as well as condition mV [$t(9)=-2.861$ $p<.05$]. Surprisingly, in contrast to the RTs for aC (Figure 8, lower left) the RTs for contours defined by the contrast of their elements (contrast contours, cC) do not differ for horizontal and vertical contours (Figure 8, lower right). Here paired T-test did not show any differences in condition mH [$t(9) = -.260$ $p >.05$] and mV [$t(9) = -.282$ $p >.05$].

Staircase Results

Mean DTs over observers for aC (Figure 8, upper left) were taken from experiment 1. Horizontal and vertical contours differ when these are presented on the horizontal meridian as well as when the contours are placed on the vertical meridian. Paired T-tests yielded significant effects in condition mH [$t(9)=5.448$, $p<.001$] as well as condition mV [$t(9)=-2.648$, $p<.05$].

DTs of cC (Figure 8, upper right) do not differ between horizontal and vertical contours, independently on their position on the horizontal or vertical meridians. Here paired T-test did not show any differences in condition mH [$t(9) = -.125$, $p >.05$] as well as in condition mV [$t(9) = -1.592$, $p >.05$].

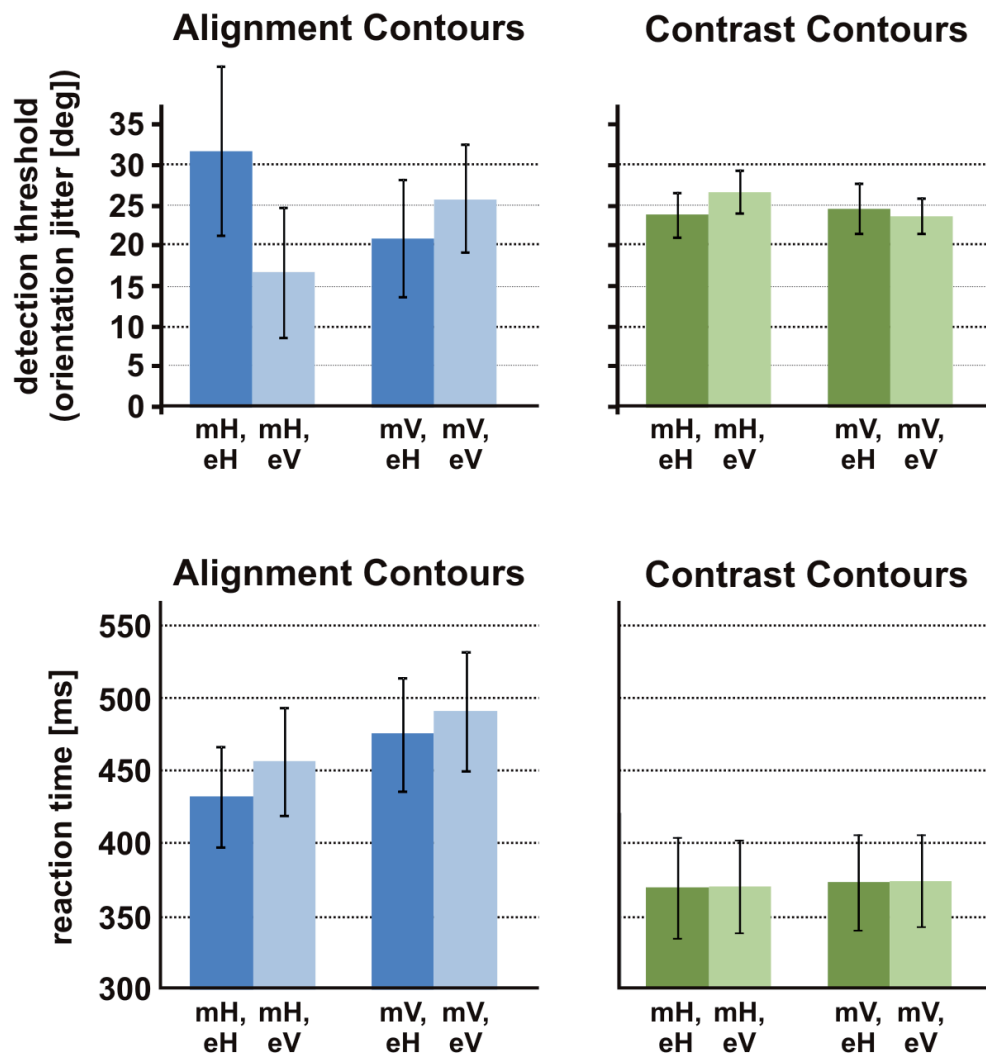


Figure 8. Comparison of detection thresholds and reaction times for contours defined by edge alignment and edge contrast

Abbreviations in both panels are as follows: V=vertical, H=horizontal; m=meridian, e=ellipse (contour) orientation. All bars include standard deviations over observers.

The left two graphs show DTs (top) and RTs (bottom) for the detection of contours defined by a colinear alignment of edges, taken from experiments 1 and 2. In the right two graphs, this data can be compared to DTs (top) and RTs (bottom) for contours defined by a larger luminance contrast than the background elements (experiment 3). In each graph, the data for four different stimulus configurations is shown. For alignment contours, RTs for eH and eV differ in all conditions significantly, DTs do only differ significantly for mH. In contrast, DTs and RTs for contrast contours are not significantly different for any stimulus configuration: there is neither a horizontal, nor a radial bias for such contours.

In summary, when contours are defined by luminance contrast instead of edge alignment, we do neither find a horizontal, nor a radial bias. This holds true for both, RTs and DTs. These results indicate that horizontal and radial bias are not generally affecting perceptual detection and integration mechanisms and might be phenomena specific to contour integration on colinearly aligned edge elements.

7.6 Discussion

A horizontal and a radial bias in contour integration

In the first experiment we determined detection thresholds for different contour configurations and varied four different global factors systematically. The data clearly reveals that radial contour alignment leads to lower DTs than tangential alignment (radial bias) and that horizontal contours are always better to detect than vertical contours (horizontal bias) with the same (radial or tangential) alignment. Additionally, viewing distance is influencing contour integration performance, with higher performance for larger distances. Intuitively, one would expect a lower performance as contours (and all other parts of the stimulus) are reduced in size by a factor of two. We explain this finding with the combination of two effects: (i) Contour integration is scale-invariant (Beaudot & Mullen, 2003), thus scaling the stimulus *per se* has no effect on performance. (ii) In several experiments it has been shown that performance decreases with the eccentricity of the contour in the visual field (Hess & Dakin, 1997, 1999; May & Hess, 2007; Nugent et al., 2003). Increasing viewing distance virtually shifts the contours to lower eccentricities, thus performance increases.

The horizontal bias:

The well-known oblique effect (Apelle, 1972; Bilodeau & Faubert, 1999; Mansfield, 1974; Regan, 1989) refers to a difference in perception of cardinal versus oblique stimuli, but does not report differences within the category of cardinal stimuli (i.e. horizontal vs.

vertical). Recently, a significant anisotropy in the measured blood-oxygen level-dependent (BOLD) within early visual areas was reported in which horizontal orientations evoked a reduced response (Mannion et al., 2010a, 2010b). In comparison to our experiments in those studies cortical activity was elicited by a sinusoidal grating that varied in orientation. The same group observed a further anisotropy for orientations that were radial to the point of fixation. To our knowledge an orientation anisotropy in contour integration has not been reported before. There are several potential neural mechanisms which might underlie the horizontal bias: a stronger coupling strength between neurons with horizontal orientation tuning, a larger number of, or a stronger response by neurons selective for horizontal orientations in comparison to neurons selective for other orientations and a broader orientation tuning of neurons selective for horizontal orientations. The latter mechanism means that if the tuning curve of neurons with preferred horizontal orientation is broader than the tuning curve of neurons with preferred vertical orientation, these neurons will respond more strongly when the actual stimulus orientation deviates from the neurons preferred orientation. The emergence of such mechanisms could be explained by anisotropies in the prevalence and behavioral relevance of horizontal contours in typical natural environments (Coppola, Purves, McCoy, & Purves, 1998), forcing the brain to spend more resources or processing capacity to more relevant orientations. In vivo electrophysiological recordings could shed light on the unsolved question concerning the mechanisms underlying the horizontal bias.

The radial bias:

An explanation for the radial bias could be that certain parts of the radial contours lie always closer to the fixation point than any part of the tangential contours. In consequence, these contour parts have a smaller eccentricity and may thus lead to a better detectability of radial contours. Whether the radial bias is due to this effect could be investigated by conducting an experiment where the edge elements of radial and tangential contours have the same distributions over eccentricities. However, such a requirement will be impossible to satisfy as long as the contours have an elongation and do not have a perfect circular shape. Shifting the radial contour away from the fixation

point would also not help to solve this problem, because then, the center of mass of the shape is also shifted to higher eccentricities.

An alternative explanation for the radial bias is based on visual flow fields. Visual flow fields describe the trajectories of stationary points in our environment on the retina caused by self-motion of a subject (Warren Jr., Kay, Zosh, Duchon, & Sahuc, 2001). Forward motion results in a radial flow, which is therefore a fundamental perceptual phenomenon that might have imposed a bias on visual feature integration processes. When humans move forward, the retinal projections of all stationary objects usually move radially due to the increase in their projections with decreasing distance. Fahle & Wehrhahn (1991) determined thresholds for the perception of the motion of a single bar displayed at different positions in the visual field. They found that radial motion was more readily perceived than tangential motion, claiming that an expanding flow field that permanently engages the radial motion detectors during forward motion, the human's preferred mode of locomotion, might well lead to a higher performance in detecting radial motions. Such an explanation could hold for the radial bias in contour integration, too: contour integration is well explained by an iterative integration of colinearly aligned edge elements. Therefore it is very similar to a process which follows a flow field trajectory in visual space. If both processes are realized by the same neural substrate, it can be expected that they have similar properties.

A linear superposition of horizontal and radial bias:

Contour DTs demonstrate that radial and horizontal biases superimpose linearly, i.e. that both biases improve perception of contours independently. This might indicate that different neuronal processes or substrates are underlying these biases, or that they act on contour integration during different stages of this cognitive process.

The horizontal bias also shows in RTs

In order to more closely investigate the two biases and their assumed linear superposition observed in experiment one, in the second experiment we measured RTs for different

contour stimuli, and simultaneously ERPs to identify neurophysiological correlates underlying their perceptual differences. Our RT results show again a clear advantage for horizontal as compared to vertical and oblique contours (horizontal bias). The radial bias is not reflected in differences between RTs for horizontal versus vertical and oblique contours. So the horizontal bias is reflected in DTs as well as in RTs whereas the radial bias is only present in DTs.

ERP Components associated with contour integration

Before interpreting the ERP results for effects influencing or modulating contour integration we will briefly summarize the electrophysiology of contour integration per se. Contour-related ERP-modulations are present both in the P2 and the P3 components. Contours cause a decrease in the amplitude of the P2 component and an increase in the amplitude of the P3 component in comparison to stimuli containing only background elements. Both components have been shown to be associated with contour integration before (Mathes et al., 2006), with the same result. In addition, Mathes et al. observed that the modulation strength of the P2 and P3 amplitudes is also increased by perfectly aligning the contour elements.

The first significant difference between contour and no-contour in our EEG recordings manifests in the P2 observed approximately 160 ms post stimulus onset.

Modulations of ERP Components by horizontal and radial bias

The radial bias on vertical contours is reflected by an increase of the ERP amplitude between approximately 200 and 250 ms post stimulus onset, referred to as the P2 component (Fig. 7 D). In the literature the P2 is associated with many cognitive tasks including stimulus change (Naatanen, 1990), feature detection processes (Luck & Hillyard, 1994) and selective attention (Hackley, Woldorff, & Hillyard, 1990). Its amplitude is known to increase with complexity of stimuli (Pernet et al., 2003). To our knowledge the P2 component has not been associated with radial stimulus alignment before.

The horizontal bias is associated with an increase of the ERP amplitude between approximately 300 and 400 ms post stimulus onset, referred to as the P3 component (Fig. 7 C). Increases in the P3 amplitude have been associated with higher saliency of certain targets in a stimulus, which is compatible with the higher saliency of horizontal contours in our paradigm: The P3 is typically elicited in the oddball paradigm, where a target stimulus is presented infrequently among more common distracters. It is associated to many cognitive tasks and affected by factors including attention (Overtoom et al., 1998), stimulus probability, stimulus relevance, the amount of resources available, i.e. in single versus dual tasks (Donchin, Miller, & Farwell, 1986) and attention allocation (Jonkman et al., 2000). It has been shown that the P3 amplitude is increased for closed and perfectly aligned contours as compared to open and misaligned contours (Mathes et al., 2006).

The combination of both biases is not purely linear as for the DTs. Instead, it seems from Fig. 7 A that the radial bias changes its sign when it is associated to horizontal contours (200 - 240 ms post stimulus onset). The horizontal bias has the same sign, increasing the P3 component, but seems to appear later in time. This temporal shift might be caused by the additional influence of the radial bias on contour integration in an earlier period in time.

Note, however, that a closer investigation of how the different biases combine and act on contour-related ERPs is difficult because of the very small absolute size of the observed modulations ($\sim 1 \mu\text{V}$). Also here, we expect intracortical recordings in animals to yield more distinct results about the mechanisms and substrates for these effects.

Contour integration on edge configurations defined by similar luminance contrasts is not modulated by global factors

The third experiment investigated the presence of horizontal and radial bias in the integration of contours that were defined by a higher luminance contrast than the background elements. Neither in DTs, nor in RTs any of these biases could be found. In further control experiments we used different targets like long and short horizontal or vertical bars, combined with and without distracters in the background (data not shown). Again, the biases were absent. These results indicate that shape alignment and orientation

only affect the mechanisms underlying contour integration on aligned edge configurations.

Contour integration is believed to be based on recurrent interactions between neurons with similar orientation tuning. The specificity of horizontal and radial bias to contour integration suggest that they originate from the same neural substrates that support integration processes on curvilinearly aligned edges. In consequence, we expect that the horizontal bias is generated by factors like enhanced coupling strengths between neurons with preferred horizontal orientation, or by anisotropies in the geometry of lateral interactions leading to a radial bias. Whether these global effects exclusively act on contour integration on aligned edge elements is not yet answered conclusively.

Further psychophysical and neurophysiological experiments are necessary in order to investigate the neural mechanisms underlying these factors and whether the investigated factors specifically target integration processes on curvilinearly aligned edges and use the same neural substrates.

Acknowledgements

This study was supported by the BMBF / National Bernstein Network for Computational Neuroscience (Bernstein Group Bremen, 01GQ0705). We thank Cathleen Grimsen and Klaus Pawelzik for valuable advice on the experimental design and comments on earlier versions of the manuscript.

Reprint requests should be sent to Marc Schipper, Center for Cognitive Sciences, University of Bremen, COGNIMUM, Hochschulring 18, D-28359 Bremen, Germany, or via email: marc.schipper@uni-bremen.de

8 Contour Integration is Independently Modulated by Task Demands and Contour Orientation in Early Visual Processing

Marc Schipper¹, Udo. A. Ernst², Heiko I. Stecher¹ and Manfred Fahle¹

¹Institute for Human Neurobiology & Bernstein Group for Computational Neuroscience, Dept. of Biology, University of Bremen, Bremen, Germany.

²Institute for Theoretical Physics & Bernstein Group for Computational Neuroscience, Dept. of Physics and Electrical Engineering, University of Bremen, Bremen, Germany

Submitted to the

Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance

8.1 Abstract

Contour integration is a robust visual process linking nearly colinearly aligned edge elements into coherent forms. It is thought to rely on stimulus-driven, local integration mechanisms, making its percepts very salient ('pop-out') and independent of top-down processes. However, recent studies have shown that attention can strongly modulate contour integration, indicating the importance of the confluence of bottom-up (sensory input) and top-down signals (task demands) for this task. To investigate the impact of such task demands on contour integration, we conducted two experiments with combined psychophysical studies and EEG recordings. Stimuli in both experiments were identical, and consisted of a field of randomly oriented edge elements into which a contour of aligned edges could be embedded. Contours had an elliptic shape with one of four possible orientations (horizontal, vertical, oblique left or right). In the first experiment, subjects had to detect the presence of a contour irrespectively of its shape (contour detection), and in the second, they had to detect a contour with a specific shape (shape detection task). In contour detection, we observe an increase in detection speed for horizontally oriented contours, which is associated with an increased P3 ERP component ('orientation bias'). In the shape detection task, a similar increase in detection speed is observed for target contours, independently of their orientation (task bias). Surprisingly, this 'top-down' task bias is first observed in the P2/P3 components of the occipital-parietal areas, and only later spreads to frontal regions in the brain. Although they are located in the same regions, we find that both biases superimpose almost linearly, by independently modulating reaction times and ERP amplitudes at different intervals after stimulus onset. These results demonstrate that contextual modulations from top-down and bottom-up processing act independently on contour integration, and already at an early stage in visual processing.

8.2 Introduction

The perception of objects is an important cognitive function in everyday life. Contour integration is a fundamental component of object processing, linking collinearly oriented edge elements into coherent percepts. In psychophysical contour detection experiments participants usually carry out a task in which a contour consisting of linearly aligned Gabor elements embedded in a background of randomly positioned and oriented Gabors has to be detected, as published by Field and colleagues (Field, Hayes, & Hess, 1993). Contour integration is governed by the rule of good continuation which was formulated as one of the Gestalt principles (Wertheimer, 1923): Edge elements are integrated into contours if their orientations are aligned in a collinear fashion. Meanwhile the effects of many parameters of the contour like the spacing between elements and the alignment of single elements have been analyzed (Hess, Hayes, & Field, 2003). The total number of elements (Braun, 1999) affects the saliency of a contour and best contour detection performance is achieved for long and linear, or for closed contours with perfectly aligned elements (Braun, 1999; Kovacs & Julesz, 1993; Mathes & Fahle, 2007). An influential concept in contour integration was established by introducing the ‘association field’, which quantifies how likely two edges with specific positions and orientations in the visual field belong to a contour (Field et al., 1993; Marr & Hildreth, 1980; Williams & Thornber, 2001). The association field mathematically defines a purely local grouping rule which can explain the majority of experimental observations in contour integration (Hansen & Neumann, 2008; Z. Li, 1998; Mundhenk & Itti, 2005; Ursino & La Cara, 2004). It has been shown that the parameters of this local grouping rule can be derived from edge co-occurrences in perceptually salient contours in natural images, which then quantitatively predicts contour detection performance in humans (Geisler & Perry, 2009; Geisler, Perry, Super, & Gallogly, 2001; Sigman, Cecchi, Gilbert, & Magnasco, 2001). fMRI studies suggest that early visual areas (i.e., striate and extrastriate retinotopic regions) are involved in the analysis of local image features whereas higher visual areas (i.e., inferotemporal regions) are involved in the recognition of global shapes (Altmann, Bulthoff, & Kourtzi, 2003). In particular, selectivity for orientation and collinear contours has been found in V1 (Kourtzi, Tolias, Altmann, Augath, & Logothetis, 2003).

These results indicate that contour integration takes place in early visual areas. It has been hypothesized that contour integration in low level vision is based on recurrent interactions between neurons with similar orientation tuning, linked across large distances within early visual areas by long-range horizontal axons (Altmann et al., 2003; Gilbert, 1992, 1998; Gilbert & Wiesel, 1992; Kapadia, Ito, Gilbert, & Westheimer, 1995; Kapadia, Westheimer, & Gilbert, 1999; Stettler, Das, Bennett, & Gilbert, 2002). Electrophysiological recordings during a contour detection task (W. Li, Piech, & Gilbert, 2006) showed stronger neuronal responses in monkey V1 neurons when the contours were correctly detected, as when the same visual contours were not detected or unattended. Although this evidence in combination with theoretical and psychophysical work suggests that contour integration can be well explained by a local integration process, it is known that feature integration in particular, and thus shape perception and object recognition in general, are strongly modulated by global factors such as the greater stimulus context and the actual behavioural task:

Stimulus-driven contextual effects on contour integration

Oblique stimuli have a diminished saliency in detection and discrimination tasks in comparison to cardinal stimuli (Apelle, 1972). This is one example which shows that next to the described local factors, global factors influence visual perception. This oblique effect has been demonstrated for a variety of psychophysical tasks like grating resolution and contrast sensitivity (Apelle, 1972; Camisa, Blake, & Lema, 1977; Regan, 1989; Reisbeck & Gegenfurtner, 1998). According to these results we suggest that global factors like the oblique effect should also influence contour integration. A finding which provides evidence for the influence of global factors on contour integration is a perceptual advantage for closed in comparison to open contours (Mathes & Fahle, 2007).

Global factors modulating perception like target orientation and alignment have also been observed in fMRI recordings: horizontal sinusoidal gratings evoked a reduced response in comparison to vertical sinusoidal gratings in the BOLD response within early visual areas (Mannion, McDonald, & Clifford, 2010a, 2010b). The same group observed increased responses for motion-defined contours which were oriented radially to the point of

fixation in V1, V2, V3 and hV4. These results indicate a sensitivity of visual processing to global factors already in early visual areas.

Contextual modulations supporting figure-ground segmentation (Lamme & Roelfsema, 2000; Lamme, Zipser, & Spekreijse, 1998) and figure-border assignment processes (Bakin, Nakayama, & Gilbert, 2000; Zhou, Friedman, & von der Heydt, 2000) have been found in the neuronal responses recorded from visual areas as early as V1 and V2. Models for visual cortical information processing could demonstrate that interactions as anatomically found in V1 and V2 are capable to explain a wide range of perceptual phenomena which depend on the global, spatio-temporal context in local Vernier element discrimination (Hermens, Luksys, Gerstner, Herzog, & Ernst, 2008; Herzog, Ernst, Eitzold, & Eurich, 2003)

Top-down effects on contour integration

So far, we only considered global factors of the stimulus that might influence contour integration. A different category of factors which could have an impact on contour integration are top-down processes. It is known that the processing of visual information is influenced by attention even in the earliest areas of primate visual cortex (Treue, 2003). EEG and fMRI recordings indicate that the neural correlates underlying perceptual grouping in human visual cortex can be modulated by task relevance and attention (Han, Jiang, Mao, Humphreys, & Gu, 2005; Han, Jiang, Mao, Humphreys, & Qin, 2005). Many studies have shown that the activity of individual neurons in a variety of visual areas is modulated by attention: It has been investigated that the amplitude of perceptual tuning curves for direction of motion is enhanced by attention (Busse, Katzner, Tillmann, & Treue, 2008). That attention can alter the weighting of sensory inputs is suggested by studies relying on modulations observed when multiple stimuli are presented within a receptive field (Chelazzi, Miller, Duncan, & Desimone, 2001; Luck, Chelazzi, Hillyard, & Desimone, 1997; Moran & Desimone, 1985; Reynolds, Chelazzi, & Desimone, 1999). In these studies responses are much stronger when attention is directed to a preferred stimulus than when it is directed to a non-preferred stimulus. These findings clearly show that attention, or, in more general terms, the current behavioural task, modulates contour processing during the on-going integration of the local elements, targeting the same neural substrates. In consequence, it becomes important to understand the particular

mechanisms and correlates of the confluence of bottom-up (sensory input) and top-down (task demands) processes for this cognitive function.

Do top-down and stimulus-driven contextual effects independently modulate contour integration?

To uncover the mechanisms underlying the influence of specific task demands on contour integration, and in order to understand how these interact with global factors like the alignment of stimuli affecting the contour integration process, we combined psychophysical and electrophysiological methods. We hypothesize that the influences task demands have on contour integration (task bias) and global contour integration influencing factors like orientation or alignment of the contour (orientation bias) do not independently modulate contour integration. This hypothesis is motivated by findings suggesting that task-demands can override sensory-driven saliency in visual stimuli (Einhauser, Rutishauser, & Koch, 2008).

In order to test our hypothesis we carried out two experiments measuring reaction times and ERPs in both of them. In the first experiment a contour detection was conducted in which participants had to respond whether a contour was present or not, the second experiment consisted of a target detection task, where a specific contour had to be detected. Our psychophysical and electrophysiological results show an orientation bias, reflected by faster reaction times for horizontal contours as opposed to vertical and oblique contours, in the first experiment. Surprisingly, we investigate interactions in both psychophysics and ERPs between this orientation bias and a task bias introduced in experiment two. This finding indicates that contextual modulations from top-down and bottom-up processing act independently on contour integration, and already at an early stage in visual processing.

We discuss these findings and putative neural mechanisms underlying the observed phenomena.

8.3 Experiment 1: Methods & Results

Subjects

Twenty paid subjects participated in the experiment (mean age: 25.2 ± 4.3 range: 18-31), of which eighteen were right handed and eight females, with normal or corrected to normal binocular vision as tested by means of the Freiburger Visus Test (Bach, 1996). The subjects gave written informed consent prior to participation. The study was approved by the Ethics committee at the University of Bremen.

Materials and Task Procedures

Stimuli consisted of a field of randomly distributed and randomly oriented Gabor elements into which either no contour, or an elliptic contour was embedded. The contour was placed either in the left or in the right hemifield or in the upper or lower hemifield of these stimuli. The orientation of the elliptic contours could be horizontal, vertical, oblique left or oblique right, and they were composed of 13 colinearly aligned Gabors.

The following formula was applied: Gabor elements (contour as well as background elements) were rendered using the product of a two-dimensional Gaussian function and a planar sine wave. The following formula was applied:

$$G_{x_c, y_c, \theta, \sigma_G}(x, y) = G_m + G_0 \exp\left(-\frac{(x-x_c)^2 + (y-y_c)^2}{2\sigma_G^2}\right) \cos\left(\frac{2\pi}{\lambda}[(x-x_c)\cos\theta + (y-y_c)\sin\theta] + \phi_G\right)$$

where (x_c, y_c) is the position of the edge element and θ its orientation. λ is the wavelength and σ_G is the width of the gabor element. G_0 denotes the contrast and G_m the mean background luminance. The phase is chosen randomly for each individual Gabor patch.

After generating the contour we randomly added background elements which were then subjected to a diffusion process, ensuring that the distance distributions between contour elements, between background elements, and between contour and background elements were the same. This way the position of the contour cannot be inferred from the location of the edge elements alone.

During the experiment reaction times (RTs) were measured. Participants were seated in front of a computer-controlled CRT screen and had to perform a two-alternative forced

choice (2-AFC) task, during which they had to indicate whether or not a stimulus contained a contour. They responded by pressing a red or a green button which was held in the left and in the right hand, respectively. During the experiment an EEG was recorded. A schematic overview of the experiment and an example stimulus are presented in figure 1.

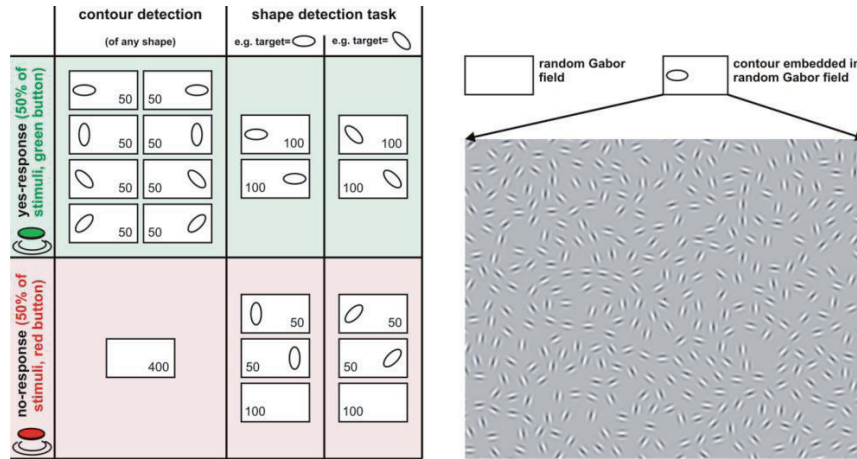


Figure 1. Schematic overview of the experimental design and example stimulus

In the left panel, white rectangles symbolize the stimuli used in the contour detection and in the shape detection experiments. An ellipse in the rectangle indicates that the stimulus contained a closed contour of 13 colinearly aligned Gabor edges in the respective configuration (orientation, and location in one of the two hemifields). Numbers in the rectangles denote the number of trials with one specific contour/no-contour configuration. Each stimulus contained a background of randomly positioned and oriented Gabor elements. In the *contour detection* experiment, observers had to indicate the presence of a contour irrespective of its shape (orientation). The *shape detection task* consisted of four subsets of trials, such that each of the ellipse orientations (horizontal, vertical, oblique left and right) was a target in one of the subsets (only horizontal and oblique left target are shown in the illustration). In contrast to contour detection in experiment 1, oblique and cardinal ellipse orientations were never mixed in the shape detection task in experiment 2. A second observer group had to perform similar experiments, during which the contours were positioned on the vertical instead of on the horizontal meridian (not shown). Green and red shading indicates subsets of stimuli for which observers had to give a 'yes'-response (by pressing a green button) or a 'no'-response (by pressing a red button), respectively. Stimuli were balanced to yield 50% : 50% yes/no-responses. The right panel shows an example of a real stimulus used in both experiments.

The task was designed as a pseudorandom sequence of ‘contour’ and ‘no-contour’-trials and was run until 800 valid and correct answers had been given. The participants were instructed to decide whether a contour was present or not, and to respond after each trial in which a contour was present with a ‘yes’ by pressing the green button, while responding ‘no’ by pressing the red button whenever no contour was detected. The percentage of contour and no-contour stimuli in the valid trials was counterbalanced to be 50%. A full trial was composed of four periods: (I) A fixation period of 900 ms, which consisted of a uniformly gray screen with a dark red fixation cross of a size of 0.76 arcdeg at the center of the screen. This fixation cross remained on the CRT during all subsequent periods. (II) Presentation of the Gabor field with or without an embedded contour for 106 ms. (III) Response interval of maximally 900 ms with a uniformly gray screen, during which participants were requested to give their response. (IV) After responding or exceeding the 900 ms time interval, the trial ended with a 200 ms feedback period. During this period the fixation cross changed its color, thus informing the subject about the correctness of the response.

As described above, stimuli contained either no contour (400 stimuli), or a contour with one out of four possible ellipse orientations (horizontal, eH; vertical, eV; oblique left, eOL; and oblique right, eOR) in one of two possible hemifields (4 orientations X 2 hemifields X 50 stimuli = 400 stimuli in total). For each trial, one out of these nine different stimulus classes was selected randomly. Prior to the main experiment a two minute practice session was carried out.

Participants were divided into two groups. For group mH (N=10 observers), the centre of each contour was positioned on the horizontal meridian, either on the left or right side (hemifield) of the screen. For group mV (N=10 observers), the centre of each contour was positioned on the vertical meridian, either on the upper or lower half (hemifield) of the screen.

Stimuli were presented on a 19” Samsung Syncmaster 1100 MB monitor running at a refresh rate of 75 Hz with a resolution of 1280x1024 pixels. Screen-observer distance was 60 cm. The monitor was calibrated using a luminance meter and displayed the Gabor edges on a grey background with a uniform luminance of 37.125 cd/m². Randomized Gabor fields consisted of 392 – 406 elements overlaying a homogenous grey background.

Contours comprised 13 elements, which when in perfect alignment formed an ellipse. The ellipses varied in diameter between 9.5 arcdeg and 10.4 arcdeg and their elongation (aspect ratio) was 2:1. The center of each contour was positioned at a distance of 7.6 arcdeg from the fixation cross, either on the left or right hemifield (group mH), or on the upper or lower hemifield (group mV).

Matlab (Version 7.6.0.342) and the Psychophysics Toolbox, Version 3.0.8 (Brainard, 1997; Pelli, 1997) were used for creating and presenting the stimuli, controlling the experiment, recording the responses and sending a marker signal for synchronizing the data to the EEG-recording system during the duration of each stimulus presentation.

EEG Data Acquisition and Analysis

For the recording of event-related potentials (ERPs) a Nihon Kohden Neurofax EEG 1100 G was used. Since we were primarily interested in visual processing, 23 electrodes with a main focus on occipital and parietal regions (O2, Oz, O1, PO8, PO4, POz, PO3, PO7, P8, P4, Pz, P3, P7, T8, C4, Cz, C3, T7, F8, F4, Fz, F3, F7) were employed in accordance with the 10/20 system. Additionally, two earlobe electrodes (A1 and A2) in combination served as reference, while two combined EOG-electrodes enabled the monitoring of eye-movements, resulting in a total of 27 recorded channels. Data was collected using the Nihon Kohden Neurofax EEG 1100 data acquisition software. The data were recorded with a sampling rate of 500 Hz. For all electrodes, impedance was kept below 10 k Ω . In addition, a digital trigger signal from the stimulus presentation system was recorded in parallel to the analog EEG channels. EEG data were converted from the proprietary Nihon-Kohden into EDF+ format. The raw, unfiltered EEG data were imported into Matlab, and re-referenced to the average potential of the A1-A2 electrodes. Noise was reduced by low-pass filtering with a Butterworth filter of order 6 and cutoff frequency 30 Hz. Slow drifts in the EEG were removed by applying a high-pass filter of order 2 and cutoff frequency 2.5 Hz. Eye movements and other artefacts were detected by thresholding the resulting potentials at five times their standard deviation. Trials were selected from 300 ms before stimulus onset (display of the Gabor field) until 700 ms after

stimulus onset in artefact-free periods of the recording, and stored for subsequent analysis (see below).

Behavioral Results

The behavioral data show an advantage, i.e. a reduction of mean reaction times over observers by up to ~30 ms for horizontal contours. Normal distribution of mean RTs over observers was tested and validated using the Kolmogorov-Smirnov test. A repeated measures ANOVA with the within-subjects factor ellipse orientation (eH, eV, eOL or eV) and the between-subjects factor observer group (i.e., the stimuli presented either on the horizontal or vertical meridian, group mH or mV) was carried out. Only the within-subjects factor ellipse orientation [$F(3, 54)=12,255$, $p<0.001$] yielded a significant effect, meridian placement (observer group) did not yield significance [$F(3, 54)=,697$, $p>0.05$]. Post-hoc paired T tests showed a significant difference between horizontal and vertical stimuli in group mH [$t(9)=-3.955$, $p<0.01$] and in group mV [$t(9)=-2.861$, $p<0.05$]. No differences were found between vertical and oblique stimuli (eV, eOL, eOR). These results show that horizontal elliptic contours are detected more rapidly than vertical and oblique ones, whereas no difference is observed in mean reaction times over observers for vertical versus oblique, and oblique right versus oblique left contours (Figure 2). We call this advantage for detecting horizontal contours the ‘horizontal bias’.

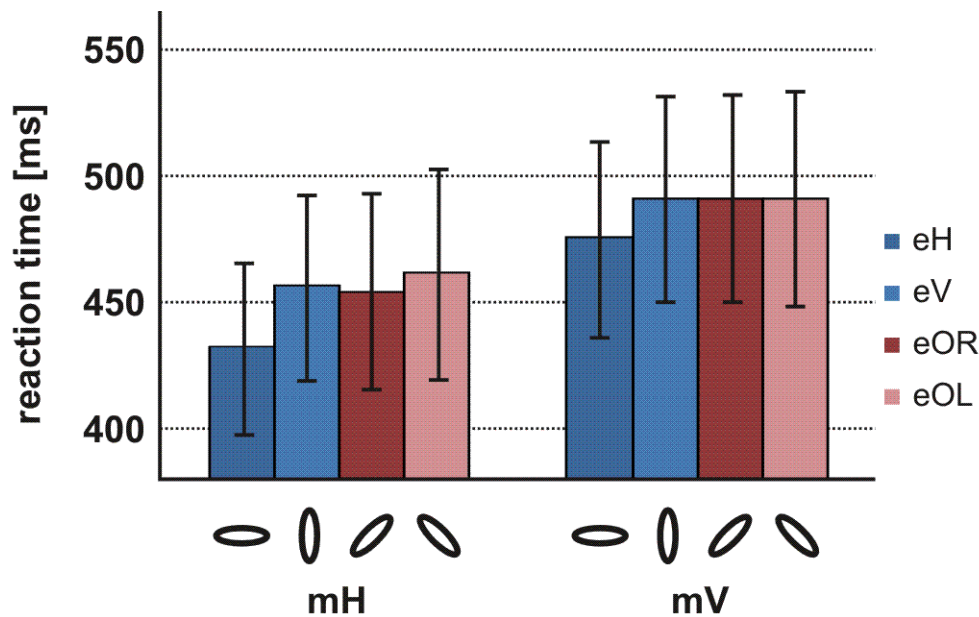


Figure 2. Reaction times for the detection of contours with different orientations (experiment 1)

Abbreviations are as follows: V=vertical, H=horizontal, OR=oblique right, OL=oblique left; m=meridian, e=ellipse (contour) orientation.

Mean RTs including standard deviations over observers for the detection of elliptic contours with different orientations for group mH and group mV. In group mH, RTs are shorter for horizontal contours as compared to vertical and oblique contours. There is no difference between vertical and oblique contours. In group mV, the same result pattern emerges. There is no significant difference between groups mH and mV.

EEG Results

In order to investigate the electrophysiological correlates underlying contour integration, we compared ERPs for the no-contour conditions of group mH and group mV with the sum of all other conditions (eH, eV, eOL, eOR) of both groups. This was realized by calculating the difference between the sum of the no-contour condition of groups mH and mV and the sum of all remaining conditions of both groups followed by the division of this difference by two. This enables us to look for the neurophysiological correlates of contour detection, because the difference is generated from the responses to a random Gabor field and to a random Gabor field with an embedded contour. The analysis of this difference results in a contrast (no-contour minus contour) showing decreased amplitudes

beginning after approximately 180 ms, and lasting until approx. 270 ms after stimulus onset, and increased amplitudes beginning approximately 340 ms, and lasting until approx. 460 ms after stimulus onset. These amplitude differences are observed in all areas. ERPs for all electrodes and Kolmogorov-Smirnov Z test results are shown in figure 3.

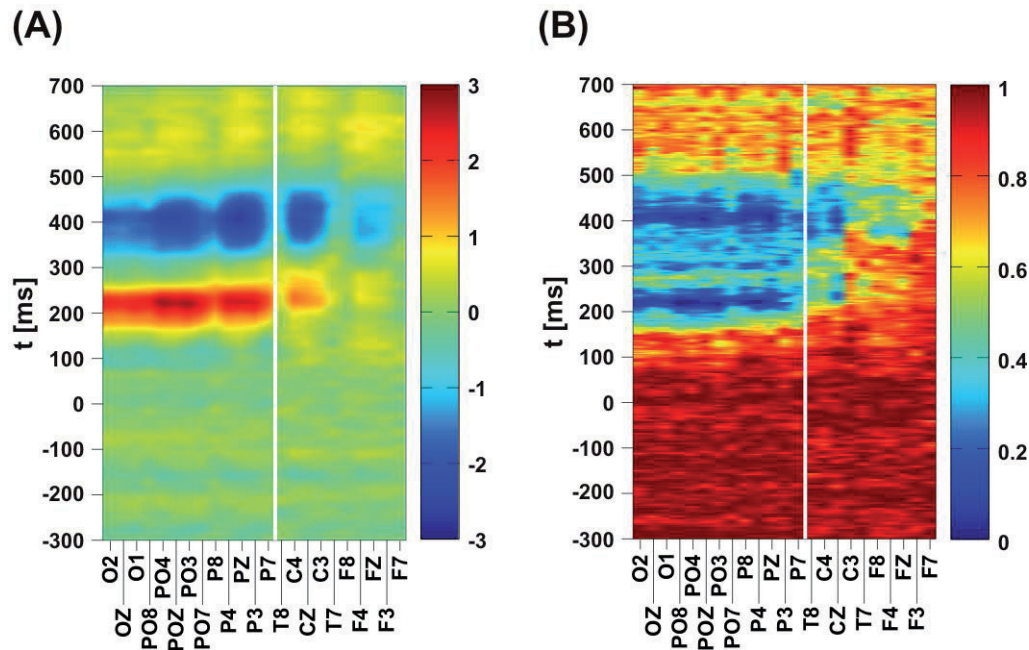


Figure 3. Signatures for contour integration in event-related potentials

(A) Mean ERP differences between trials with stimuli containing contours, and trials with stimuli containing only background elements. On the abscissa, the electrodes are plotted from occipital to frontal regions. The white line separates occipital-parietal and central-frontal regions. On the vertical axis, the time is shown in ms. Differences were averaged over trials, observers and groups (mH and mV), and are scaled to μV 's (color bar). An increase in amplitudes can be found between approx. 150 ms and 250 ms post stimulus (P2) and a decrease between approx. 330 ms and 450 ms post stimulus (P3).

(B) For each observer, electrode and time point, significance of the differences between ERPs for contour and background stimuli was assessed by a Kolmogorov-Smirnov test with $p=0.05$, and the result (0=significantly different, 1=null hypothesis could not be rejected) averaged over observers and groups (color bar). The same coordinate system as in (A) was used. The effects related to contour integration seen in the P2 and P3 components of the occipital-parietal electrodes in (A) are significant for almost all subjects in each group.

Like in the behavioral data, an advantage is found for horizontal contours in comparison to vertical contours in contour detection. Presentation of a horizontal contour stimulus yields a larger P3 amplitude in comparison to presentation of a vertical contour. This advantage is shown for mH in figure 7a (A) and 8a (A) and for mV in figure 7b (A) and 8b (A). This finding is accompanied by a smaller P2 amplitude for the horizontal contour as compared to the vertical contour. These findings are more robust for occipital and parietal electrodes but are also seen in central and frontal electrodes. The decrease in the P2 amplitude is found approximately between 175 ms and 225 ms after stimulus onset (SO), the P3 amplitude approximately between 300 ms and 450 ms after SO.

In this experiment a horizontal bias was observed in psychophysics as well as in electrophysiology. Experiment 2 will investigate if and how this bias interacts and combines with task demands. From now on we will refer to the horizontal bias as the orientation bias.

8.3 Experiment 2: Methods & Results

Subjects

The subjects who participated in experiment 1 carried out the second experiment, too.

Materials and Task Procedures

The stimuli used in this new experiment are the same as those used in Experiment 1, but here participants had to carry out four different contour orientation detection tasks instead of the more general contour detection task used previously. Consequently, Experiment 2 was divided into four parts (see figure 1):

- a horizontal contour detection task, in which vertical contours and stimuli without contours were distracters,
- a vertical contour detection task, in which horizontal contours and stimuli without contours were distracters,

- an oblique-left contour detection task, in which oblique-right contours and stimuli without contours were distracters, and
- an oblique-right contour detection task, in which oblique-left contours and stimuli without contours were distracters,

Oblique and cardinal contours were never mixed in any part of the experiment. In each task a response concerning the presence or absence of a target as described above was required. As in experiment 1, participants were shown cardinal and oblique ellipses and asked to respond by pressing a red or a green button which was held in the left and right hand, respectively. During the experiment an EEG was recorded. A schematic overview of the experiment is presented in figure 1.

Again participants were divided into two groups, mH and mV. For group mH (N=10 observers), the centre of each elliptic contour was positioned on the horizontal meridian of the screen, to the left or right of the fixation cross, and for group mV (N=10 observers) the centre of each contour was positioned on the vertical meridian of the screen, above or below the fixation cross.

The task was composed as a sequence of ‘yes’ and ‘no’ trials and run until 300 valid and correct answers were recorded. The participants were instructed to look for an elliptic contour of a specific orientation (eH, eV, eOL, eOR), and to respond after each trial in which this contour (target) was present with ‘yes’ by pressing the green button, while responding with ‘no’ by pressing the red button whenever no target was perceived. The percentages of targets and non-targets in the valid trials were balanced to be 50%. A full trial was composed of the same four temporal periods as in Experiment 1. A two minute practice session preceded each main experiment.

EEG Data Acquisition and Analysis

EEG data acquisition and analysis procedures were analogous to those used in Experiment 1.

Behavioral Results

Paired T-tests were carried out to check for behavioral differences between mean RTs over observers for horizontal vs. vertical, and oblique left vs. oblique right contours (Figure 4).

In group mH (ellipse on horizontal meridian), where horizontal contours were declared as targets, reaction times for horizontal and vertical contours differed significantly [$t(9) = 10.19$, $p < 0.01$]. RTs were faster for horizontal contours (about 70 ms). This difference was absent for runs with vertical contours as targets. RTs for target and non-target stimuli differed significantly for oblique left [$t(9) = 5.77$, $p < .001$] and for oblique right contours [$t(9) = 4.85$, $p < .001$] declared as the target. RTs were faster for target stimuli (about 50 ms).

In group mV (ellipse on vertical meridian) a significant difference was found for horizontal targets between reaction times for horizontal and vertical contours [$t(9) = 3.90$, $p < .01$]. Again, RTs for the target stimuli were faster than for non-target contours (about 40 ms). In contrast to mH a significant difference was found for vertical targets between reaction times for horizontal and vertical contours, too [$t(9) = 2.36$, $p < .05$]. Here, the RTs for vertical target contours were faster (about 25 ms). RTs for target and non-target stimuli differed significantly for oblique left [$t(9) = 3.02$, $p < .05$] and for oblique right contours [$t(9) = 3.97$, $p < .01$] declared as targets (about 50 ms). The results are summarized in Fig. 4.

These results show that RTs are clearly influenced by the particular task, leading to a reduction by about 50 ms if the current stimulus contains a target (task bias). As expected from Experiment 1, for horizontal and vertical contours this task bias is combined with the orientation bias (about 20ms in Experiment 1). As a result, there are large RT differences between horizontal targets and vertical non-targets, whereas differences become very small between vertical targets and horizontal non-targets. In the first example, the two biases act in the same direction, while in the second example, orientation bias and task bias counteract.

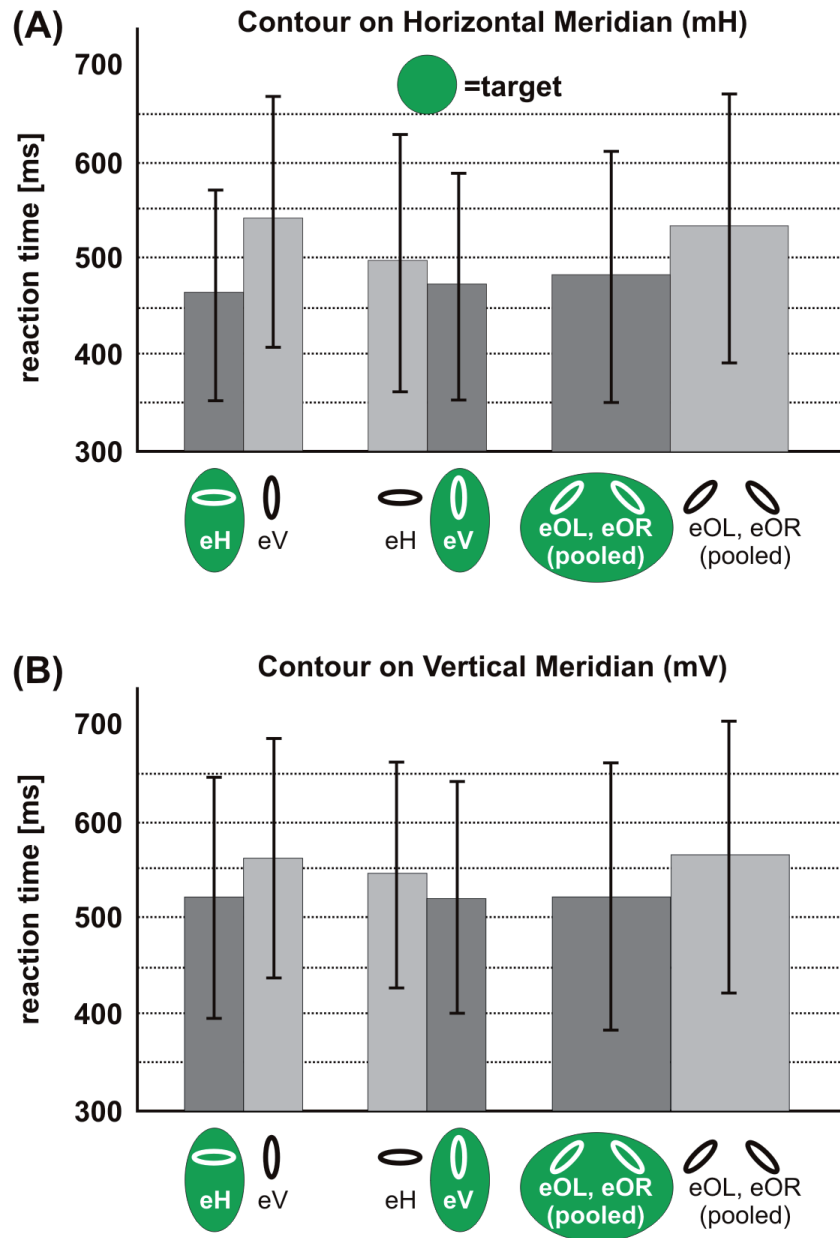


Figure 4. Reaction times in the shape detection task (experiment 2)

RTs and their SDs for contours presented on (A) the horizontal meridian (group mH) and (B) the vertical meridian (group mV). Targets are indicated by a green circle, and conditions eOL and eOR were pooled because there is no significant difference between these single conditions. In general, RTs for targets (dark shading) are faster than for non-targets ('task-bias', light shading). This difference is most pronounced in panel (A) for horizontal target contours, where target bias and orientation bias appear to superimpose. In (A) RTs differ significantly for the conditions where eH and eOL/eOR are targets, in (B) RTs in all conditions differ significantly.

Interaction between task bias and orientation bias in behavioural data

The behavioral data suggest that observer performance as indicated by the RTs is modulated by the particular task, giving an advantage for the currently declared target, and additionally modulated by the orientation bias identified in Experiment 1. In a first approximation we hypothesize a linear addition of these two biases, if the corresponding processes are independent. In order to test our hypothesis, we extracted the different RT biases from conditions where only one of these effects would show up, and predicted RTs for combinations of different biases, which were then tested statistically against the real values acquired in the experiments. The decrease in RT caused by the orientation bias can be isolated from experiment 1. The decrease in RT caused by the target bias can be isolated from experiment 2 from the oblique conditions, for which experiment 1 showed no orientation bias. Hereby predictions were generated from data sets that are independent of the test data. In figure 5, we illustrate and explain in detail how these predictions were calculated.

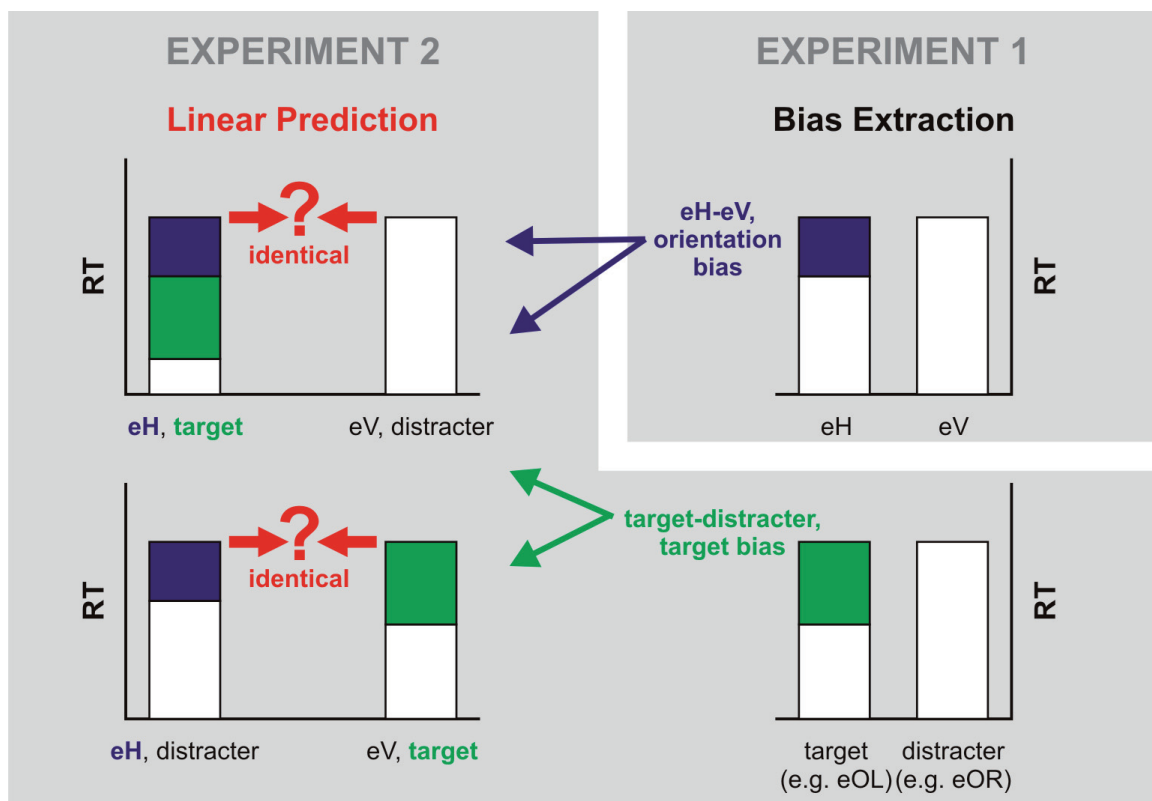


Figure 5. Testing the hypothesis of a linear superposition of biases

The simplest explanation for the differences in RTs in the shape detection task would be an independent modulation of the RTs by the orientation and target biases. The decrease in RT caused by the orientation bias (blue rectangles) can be isolated from experiment 1 (upper right graph). The decrease in RT caused by the target bias (green rectangles) can be isolated from experiment 2 from the oblique conditions, for which experiment 1 showed no orientation bias (lower right graph). If the hypothesis holds true, removing these biases from the RTs for horizontal target contours in experiment 2 should give RTs identical to those for vertical distracter contours (upper left graph). Likewise, removing the orientation bias from the RTs for horizontal distracter contours should give RTs identical to those for vertical target contours from which the target bias has been removed (lower left graph). Note that removing a bias actually corresponds to *adding* the decrease in RT observed for this bias in the conditions on the r.h.s. to the RTs shown on the l.h.s.

Paired T-tests did not yield any significant differences ($p < 0.05$) between predictions and experimental results. Test results were as follows:

- Prediction of RTs in the condition where horizontal contours were declared as a target in group mH: $t(9) = 0.63$, $p = 0.95$.
- Prediction of RTs in the condition where vertical contours were declared as a target in group mH: $t(9) = 0.20$, $p = 0.84$.
- Prediction of RTs in the condition where horizontal contours were declared as a target in group mV: $t(9) = -1.93$, $p = 0.086$.
- Prediction of RTs in the condition where vertical contours were declared as a target in group mV: $t(9) = 1.42$, $p = 0.19$.

The results shown in figure 6 confirm that RTs are well explained by a linear superposition of orientation and task biases in human contour integration. There is no apparent interaction between these effects.

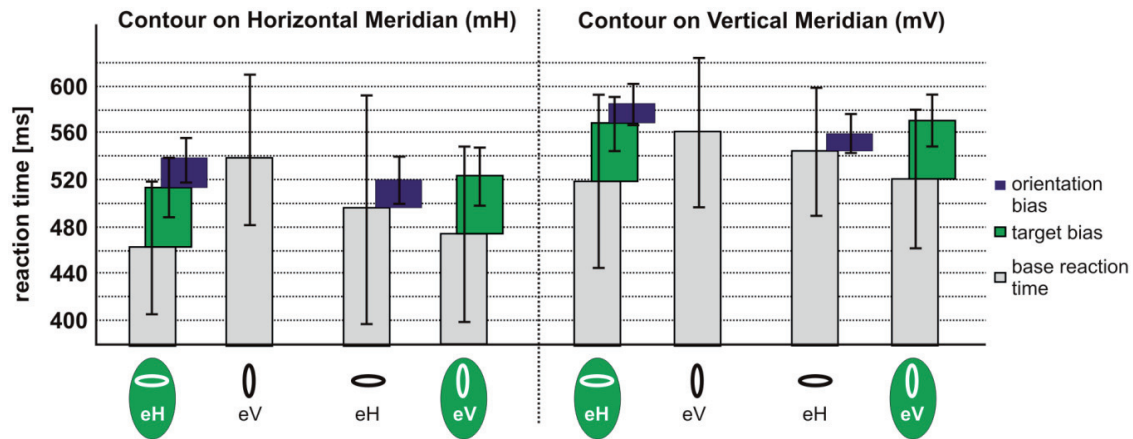


Figure 6. Comparison of predicted and measured reaction times for combinations of the biases

The graph shows four groups of two predicted RTs for horizontal and vertical ellipses with all (combinations of the) biases removed (details of the calculation of these predictions as well as the extraction of these biases are presented and explained in Figure 5, the color code used here is identical). The remaining differences between the predicted RTs for horizontal and vertical ellipses in each group are not significant, demonstrating that our hypothesis of a linear combination cannot be rejected.

EEG Results

The EEG data reveal patterns analogous to those of the behavioral results in the amplitude modulations of the P2 and P3 components. When an oblique contour is declared as the target, presentation of such a target stimulus yields a larger P3 amplitude than a non-target contour stimulus (target bias). This effect is consistent for groups mH and mV (figure 7a and 7b B). When a horizontal contour is declared as the target (figure 7a and 7b C), presentation of a horizontal contour stimulus yields a larger P3 amplitude in comparison to presentation of the non-target, vertical contour (orientation bias). In Experiment 1 this finding is accompanied by a smaller P2 amplitude for the horizontal contour as compared to the vertical contour. The P3 amplitude difference between horizontal targets and vertical non-targets is higher than the corresponding differences found in the oblique conditions. When a vertical contour is declared as a target, almost no difference between vertical target and horizontal non-target is found in the P3 amplitudes (figure 7a and 7b D). While the orientation bias supports perception of horizontal contours, the task bias supports perception of vertical contours in this condition. As the

different biases have a similar magnitude, both effects almost cancel each other when computing ERP differences. In group mV a P2 amplitude difference is found when a vertical contour is declared as a target (figure 7b D), like in group 1 for the horizontal target, but here going in the opposite direction.

Signatures for orientation and target biases revealed from event-related potentials are shown in Figure 7a for group mH and in Figure 7b for group mV.

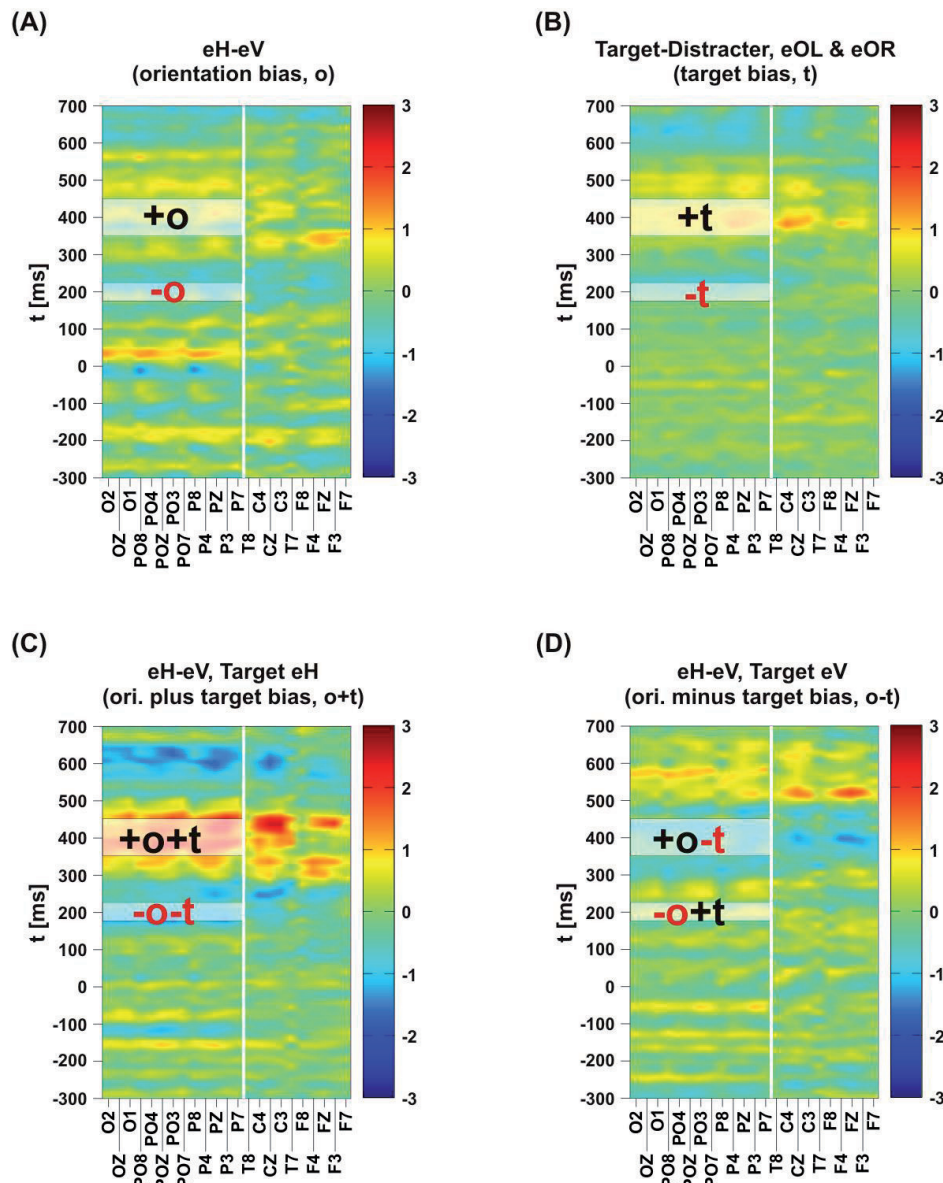


Figure 7a. Signatures for orientation and target biases in event-related potentials for group mH

Mean ERP differences, averaged over trials and subjects, targeting the different biases found in the psychophysical data. On the abscissa, the electrodes are plotted from occipital to frontal regions. The white line separates occipital-parietal and central-frontal regions. On the vertical axis, the time is shown in ms. Differences were averaged over trials, observers and groups (mH and mV), and are scaled to μV 's (color bar). Panel (A) contrasts ERPs for horizontal to vertical contours in contour detection (experiment 1), thus targeting the orientation bias alone. Panel (B) contrasts ERPs for target contours to non-target contours, averaged over the oblique conditions in experiment 2, thus extracting correlates of the target bias alone. Panels (C) and (D) contrast ERPs for horizontal to vertical contours from experiment 2. In panel (C), targets are horizontal contours, thus ERP differences should reflect a combination of orientation and target biases. In panel (D), targets are vertical contours, thus biases are in opposite directions and ERP differences should reflect the difference between the modulations caused by the orientation and target biases. Spatio-temporal ERP modulations putatively reflecting the orientation bias (+o, -o) and the target bias (+t, -t), which were then subjected to further statistical analysis (see text), are shaded in white. The biases appear to cause modulations in a time interval between 175 and 225 ms post stimulus (P2), and in a time interval between 350 and 450 ms post stimulus (P3), and they are most pronounced in the occipital-parietal electrodes. Evidence for increases or decreases in ERP differences are indicated by plus or minus signs, respectively.

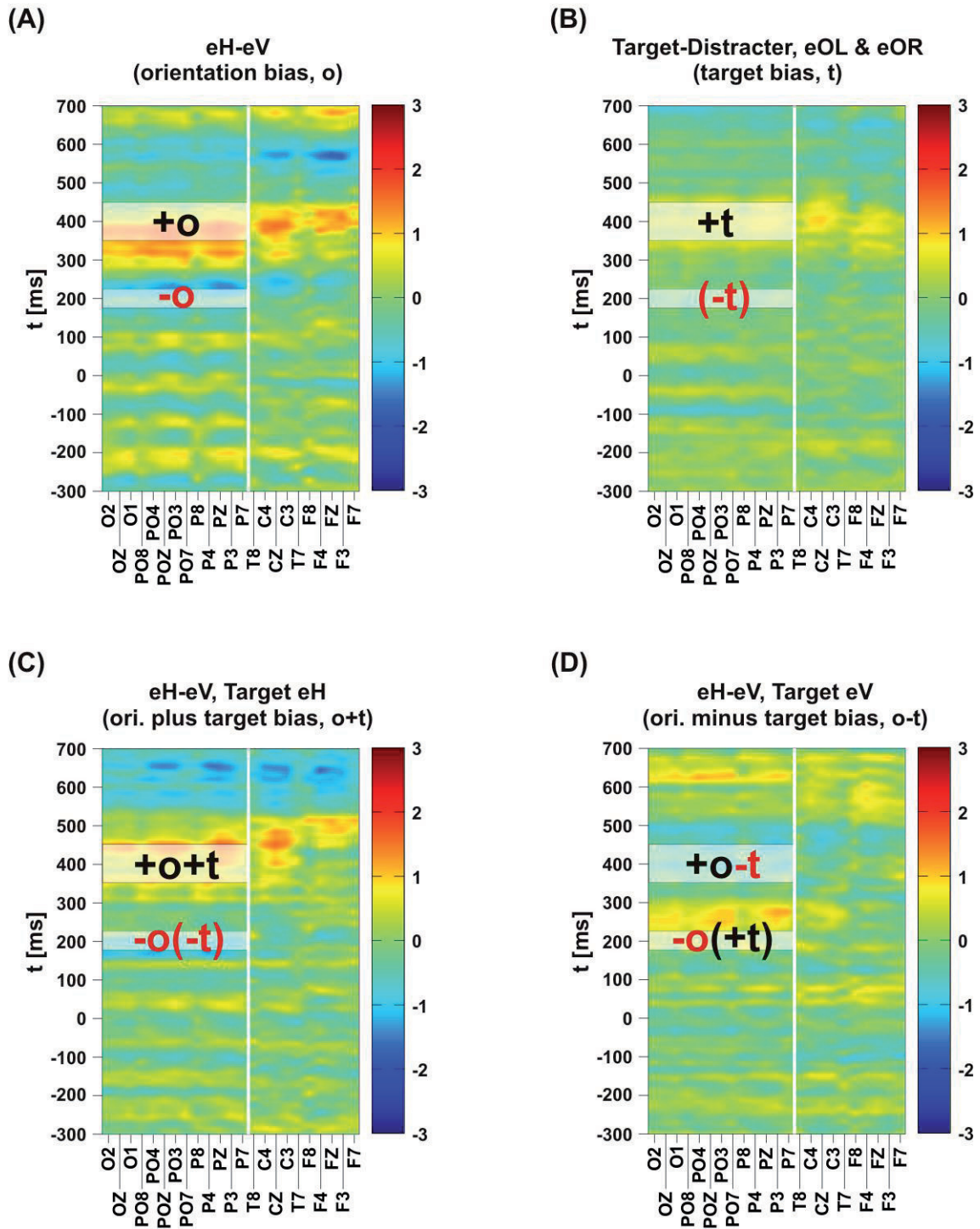


Figure 7b. Signatures for orientation and target biases in event-related potentials for group mV

The same quantities as in Figure 7a are shown for the data obtained from group mV.

For displaying event-related potentials directly, we averaged over the 13 parietal-occipital electrodes (O2, Oz, O1, PO8, PO4, POz, PO3, PO7, P8, P4, Pz, P3, P7) which showed all a similar modulation by the orientation and target biases. By averaging we were aiming at reducing the noise level to more clearly reveal differences in the potentials. These potentials are shown in Figure 8a for group mH and in Figure 8b for group mV. Arrangement of panels and underlying data is analogous to Figures 7a and b.

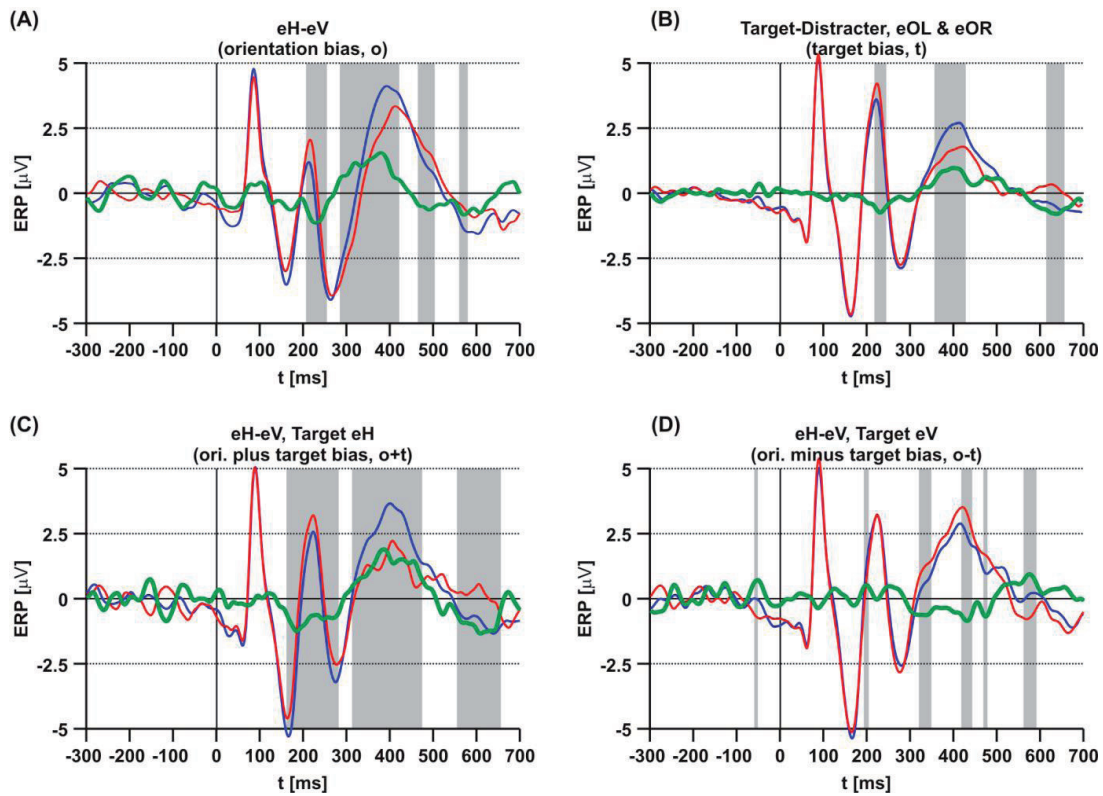


Figure 8a. Averaged event-related potentials reflecting orientation and target biases for group mH

Arrangement of panels and underlying data is analogous to Figure 7a, but now signal differences (green) are plotted together with the original ERPs as an average over the 13 parietal-occipital electrodes (O2, Oz, O1, PO8, PO4, POz, PO3, PO7, P8, P4, Pz, P3, P7) which were shown on the left of the white vertical lines in Figure 7a. Except for panel (B), the blue and red lines show the ERPs for the horizontal and vertical contour stimuli, respectively. In panel (B), the blue and red lines show the target and non-target ERPs for oblique contour stimuli, respectively. Regions shaded in grey denote time intervals where the ERP distributions of the compared conditions have an average $d' > 0.1$.

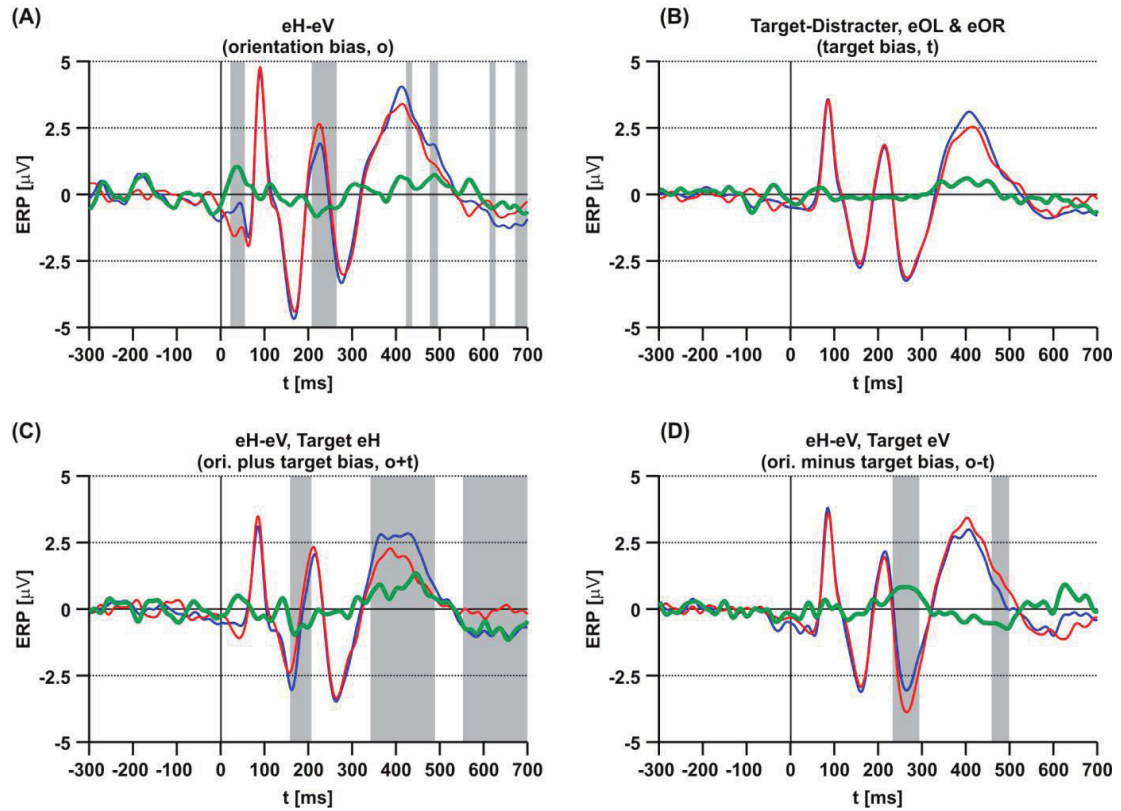


Figure 8b. Averaged event-related potentials reflecting orientation and target biases for group mV

The same quantities as in Figure 8a are shown for the data obtained from group mV.

While the orientation bias supports perception of horizontal contours, the task bias supports perception of target contours, which can almost lead to a cancellation of each other when computing RT and ERP differences in certain conditions. From these observations, we hypothesize that the biases also superimpose linearly in the EEG data.

Interaction between biases in EEG data

In order to test our hypothesis that the linear addition of task and stimulus bias is found also in sum potential recordings we predicted the ERP patterns using a procedure analogous to the one used for predicting RTs: we extracted the different ERP biases from conditions where only one of these effects would show up, and predicted ERPs for combinations of different biases, which were then tested statistically against the real values acquired in the experiments. Our regions of interest (ROI) were the P2 and P3 amplitudes in the intervals 175 - 225 ms and 350 - 450 ms post stimulus onset, respectively, of the 13 occipital-parietal electrodes (O2, Oz, O1, PO8, PO4, POz, PO3, PO7, P8, P4, Pz, P3, P7). For these ROIs, we computed for each observer the ERP difference averaged over electrodes and time. The white shaded areas in figures 7a and 7b indicate the corresponding ROIs.

Paired T-tests did not yield any significant differences ($p < 0.05$) between predictions and experimental results. Test results were as follows:

- Prediction of P2 mH: $t(9) = -7.21$, $p = 0.49$
- Prediction of P3 mH: $t(9) = 1.31$, $p = 0.22$
- Prediction of P2 mV: $t(9) = -3.24$, $p = 0.75$
- Prediction of P3 mV: $t(9) = -1.94$, $p = 0.09$

In consequence, our electrophysiological data (Figure 7a and 7b) also strongly supports the hypothesis of a linear superposition of orientation and task bias in human contour integration.

8.4 Discussion

An orientation bias in contour integration

In the first experiment participants had to decide whether or not a contour was present. We observe an orientation bias, an increase in detection speed for horizontally oriented contours, which is associated with an increased P3 ERP component ('horizontal bias'). This is surprising, because to our knowledge a horizontal bias in contour integration has not been reported before. The well-known oblique effect refers to a difference in perception of cardinal versus oblique stimuli, but does not report differences within the category of cardinal stimuli, i.e. horizontal vs. vertical (Apelle, 1972; Bilodeau & Faubert, 1999; Mansfield, 1974; Regan, 1989). One possible explanation for that the horizontal bias in contour integration has not been investigated before might be that former investigations did focus on other visual processes and used different tasks. However, recently, within early visual areas an orientation anisotropy in the blood-oxygen level-dependent (BOLD) was reported reflected by a reduced response for horizontal orientations. In those studies cortical activity was elicited by a sinusoidal grating that varied in orientation as opposed to our experiments in which contours were presented. A further anisotropy was observed for orientations that were radial to the point of fixation (Mannion et al., 2010a, 2010b). In the presented experiments we did not find this radial bias. However, in experiments where we measured detection thresholds instead of RTs we observed a radial bias, too (data not shown).

Possible mechanisms underlying the orientation bias

We assume that the generation of a horizontal bias might be driven by several mechanisms or factors. One possible mechanism underlying the horizontal advantage is a stronger coupling strength between neurons with horizontal orientation tuning. A larger number of or a stronger response by neurons selective for horizontal orientations in comparison to neurons selective for other orientations and a broader orientation tuning of neurons selective for horizontal orientations are possible alternative explanations. The broader orientation tuning of neurons selective for horizontal orientations means that if the tuning curve of neurons with preferred horizontal orientation is broader than the tuning curve of neurons with preferred vertical orientation, these neurons will respond

more strongly when the actual stimulus orientation deviates from the neurons preferred orientation. The emergence of such mechanisms could be explained by anisotropies in the prevalence and behavioral relevance of horizontal contours in typical natural environments (Coppola, Purves, McCoy, & Purves, 1998), forcing the brain to spend more resources or processing capacity to more relevant orientations. Further experiments have to be carried out in order to investigate which of these mechanisms might underlie the orientation bias. We expect intracortical recordings in animals to yield more distinct results.

The electrophysiological correlates of contour integration

The comparison between contour and no contour stimuli revealed an ERP pattern underlying contour integration. Modulations are present in the P2 and the P3 ERP components. The presence of contours causes a decreased amplitude of the P2 component and an increased amplitude of the P3 component in comparison to stimuli not containing a contour. Since the effects we observed in our experiments influence contour integration, their influence should be found in changes in the above mentioned ERP components.

Orientation and task bias modulate contour integration independently

To investigate how the orientation bias observed in the first experiment interacts with or is influenced by task demands, the second experiment consisted of a target detection task, where a specific contour had to be detected. Our psychophysical and electrophysiological results show a task bias, which superimposes linearly with the orientation bias observed in experiment one.

RTs and ERPs show that the orientation bias and the task bias are independent processes. Depending on the experimental condition they act individually or complementary. The overall effect is the sum of both biases. This is reflected by reductions of RTs and in de- and increases of amplitudes of the P2 and P3 ERP components, respectively. When a contour is declared as a target it is detected faster and elicits a higher P3 ERP amplitude as compared to a non target. This is the case when (i) the target is a horizontal contour and the distracter is a vertical contour. The same result is observed when (ii) the target is a contour oriented oblique left and the distracter a contour oriented oblique right (or vice

versa). However, in (i) the target is detected even faster and elicits a higher P3 ERP amplitude as compared to the target in (ii). This indicates that orientation and task bias add linearly (see figure 5 and 6). When the target is a vertical contour and the distracter is a horizontal contour only marginal differences in RTs and ERPs are observed, which indicates that orientation and task bias counteract (the task bias supports the integration of the vertical contour whereas the orientation bias supports the integration of the horizontal contour). Further evidence that both biases superimpose almost linearly is provided by our predictions of RTs and ERPs, which do not differ significantly from the values measured in our experiments.

The electrophysiological results show that the biases and their linear superposition are reflected by changes in ERP amplitudes, beginning with a modulation of the amplitude of the P2 ERP component. In the literature the P2 is associated with many cognitive tasks including stimulus change (Naatanen, 1990) and selective attention (Hackley, Woldorff, & Hillyard, 1990). Target pop-outs in visual search elicit an enlarged P2 (Luck & Hillyard, 1994). Its amplitude is known to increase with complexity of stimuli (Pernet et al., 2003). The P2 modulation is followed by an increase of the amplitude of the P3 ERP component. The P3 is associated with many cognitive tasks and affected by factors including attention (Overtom et al., 1998), stimulus probability, stimulus relevance, the amount of resources available, i.e. in single versus dual tasks (Donchin, Miller, & Farwell, 1986) and attention allocation (Jonkman et al., 2000).

It has also been shown that the P3 amplitude is increased for closed and perfectly aligned contours as compared to open and misaligned contours (Mathes & Fahle, 2007), indicating that the P3 is modulated by the saliency of a stimulus. This finding is also consistent with our data: declaring a contour as a target allocates attentional resources which enhance neural responses when the target is processed, and thus increase saliency of the stimulus.

Interestingly the P2 and P3 modulations are more pronounced in occipital and parietal areas than in central or frontal areas which are often associated with top-down processes like working memory in delayed-match-to-sample tasks. This finding indicates that contextual modulations from top-down and bottom-up processing already happen at an early stage of visual processing.

Acknowledgements

This study was supported by the BMBF / National Bernstein Network for Computational Neuroscience (Bernstein Group Bremen, 01GQ0705). We thank Cathleen Grimsen and Klaus Pawelzik for valuable advice on the experimental design and comments on earlier versions of the manuscript.

Reprint requests should be sent to Marc Schipper, Center for Cognitive Sciences, University of Bremen, COGNIMUM, Hochschulring 18, D-28359 Bremen, Germany, or via email: marc.schipper@uni-bremen.de

9 Fazit und Aussichten

9.1 Fazit

In zwei Studien wurde untersucht, wie die Konturintegration durch den globalen Kontext und die globalen Eigenschaften einer Form beeinflusst wird (Studie 1) und wie sie durch top-down Prozesse moduliert wird (Studie 2).

Die Positionierung der Reize im Gesichtsfeld (radialer Bias), die Orientierung der Konturen (horizontaler Bias) sowie die Exzentrizität der Reize zeigten Einflüsse auf die Konturintegration.

Der Einfluss der Exzentrizität wurde erwartet, frühere Studien zeigten, dass die Konturintegrationsleistung mit steigender Exzentrizität abnimmt (Hess & Dakin, 1997, 1999; May & Hess, 2007; Nugent, Keswani, Woods, & Peli, 2003). Der radiale und der horizontale Bias stellen überraschende Ergebnisse dar, da sie im Bereich der Konturintegration bisher nicht gezeigt wurden. Der horizontale und der radiale Bias zeigen sich beide sowohl in den Wahrnehmungsschwellen als auch in den ereigniskorrelierten Potentialen (EKP). Der radiale Bias wurde mit der Modulation der P2 EKP Komponente assoziiert, der horizontale Bias mit einer Amplitudensteigerung der P3 EKP Komponente. In den Reaktionszeitexperimenten konnte nur der horizontale Bias nachgewiesen werden.

Die perzeptuellen Vorteile für horizontal und radial ausgerichtete Konturen addieren sich zu einer grossen Differenz der Wahrnehmungsschwellen zwischen horizontalen und vertikalen Konturen. Für tangential und vertikal ausgerichtete Konturen hingegen fungieren die Effekte in entgegengesetzten Richtungen, was zu einer kleinen Differenz der Wahrnehmungsschwellen zwischen horizontalen und vertikalen Konturen führt. Dieses Ergebnis lässt eine lineare Superposition von horizontalem und radialem Bias vermuten. Die Hypothese der linearen Superposition wird durch von uns berechnete Vorhersagen der Reaktionszeiten unterstützt, welche sich nicht signifikant von den gemessenen Werten unterscheiden. Die Vorhersagen wurden basierend auf einem auf den erhobenen Daten basierten von uns kreierten Modell berechnet.

Interessanterweise fanden wir den Einfluss von horizontalem und radialem Bias nur im Fall von durch die Ausrichtung ihrer Elemente zueinander definierten Konturen, nicht jedoch im Fall von durch den Kontrast ihrer Elemente zu den Hintergrundelementen definierten Konturen. Dies spricht für einen spezifischen Einfluss der Stimulus Orientierung sowie der Stimulus Ausrichtung auf die Integration von durch die Ausrichtung ihrer Elemente definierte Konturen. Diese Ergebnisse führen zu der Vermutung, dass die gefundenen Effekte ihren Ursprung in den neuronalen Substraten haben, die auch für die Integration von kollinear ausgerichteten Kantenelementen zuständig sind. Wir vermuten, dass der horizontale Bias z.B. durch Faktoren wie eine höhere Kopplungsstärke zwischen Neuronen mit Präferenz für horizontale Orientierungen generiert wird. Ein solcher Faktor könnte z.B. durch Anisotropien in der Prävalenz von horizontalen Konturen in natürlichen Umgebungen hervorgerufen werden (Coppola, Purves, McCoy, & Purves, 1998).

Desweiteren konnte nachgewiesen werden, dass ein weiterer Einflussfaktor, der sogenannte Task Bias, durch die Aufgabenstellung induziert werden kann. Es konnte sowohl in den Reaktionszeiten als auch in den ereigniskorrelierten Potentialen gezeigt werden, dass auch dieser (top-down-) Faktor die Konturintegration beeinflusst. Eine als Zielreiz deklarierte Kontur wird schneller detektiert und weist eine höhere P3 EKP Amplitude auf als eine nicht als Zielreiz deklarierte Kontur. Durch eine lineare Superposition dieses top-down Faktors und des horizontalen Bias (bottom-up Faktor) konnte gezeigt werden, dass diese top-down und bottom-up Prozesse die Konturintegration unabhängig voneinander kontextuell modulieren.

Eine interessante, resultierende Frage ist, ob die gefundenen Biases durch Umwelteinflüsse generiert werden oder schon per se vorhanden sind. Hier bietet sich eine entwicklungspsychologische Vorgehensweise an: Mithilfe einer longitudinalen (in diesem Falle wiederholte Messung der gleicher Probandenkohorte über einen längeren Zeitraum) oder einer cross-sektionalen (in diesem Falle Messung verschiedener Probandenkohorten verschiedener Altersstufen zu einem Zeitpunkt) Entwicklungsstudie könnte obige Fragestellung bearbeitet werden. Im Rahmen dieser Studie würden Kinder wiederholt zu verschiedenen Zeitpunkten ihres Lebens bzw. Kinder verschiedener Altersstufen Konturintegrationsversuche durchführen, in denen sie horizontale und vertikale Konturen detektieren müssten. So könnte herausgefunden werden, ob der horizontale so wie auch der radiale Bias sich durch bestimmte Umweltgegebenheiten entwickeln und wenn dies der Fall wäre, wann diese Entwicklung anfangen und wie ihr zeitlicher Verlauf aussähe.

Eine weitere interessante Fragestellung stellen die neuronalen Korrelate der gefundenen Effekte dar. Die mit den Effekten assoziierten ereigniskorrelierten Potentiale sprechen dafür, dass die ihnen zugrunde liegenden Mechanismen schon in frühen visuellen Arealen zu finden sind. Um dies zu untersuchen, bietet sich die funktionelle Magnetresonanztomographie an. Im Folgenden wird kurz auf eine geplante fMRT Studie eingegangen, deren Ziel zunächst die Untersuchung der neuronalen Korrelate des horizontalen Bias ist.

9.3 Neuronale Korrelate: eine geplante fMRT Folge-Studie

Um die neuronalen Korrelate des horizontalen Bias zu untersuchen und um festzustellen, ob dieser wie vermutet bereits in frühen visuellen Arealen generiert wird, wurde (im Rahmen dieser Arbeit) eine fMRT (siehe Kapitel 5.4) Studie geplant, deren Durchführung im Anschluss an stattfinden soll. Diese soll hier nur kurz vorgestellt werden, um darzustellen, welche Implikationen vorliegende Arbeit für zukünftige Experimente und Fragestellungen liefert.

Die fMRT Studie soll mit einem 3.0 T Siemens Allegra Scanner am Zentrum für Kognitionswissenschaften (ZKW) der Universität Bremen durchgeführt werden. Zur

Aquisition der funktionellen Daten soll eine Echo Planar Imaging Sequenz mit gradient echo sampling (TR= 1.5 ms, TE= 30 ms) benutzt werden. Die Aufnahme von 26 axialen Schichten ist geplant, die nicht das gesamte Gehirn, sondern nur die für die Auswertung relevanten Bereiche des Gehirns, wie den okzipitalen Kortex, abdecken, ist geplant. Es soll ein event-related Design (siehe Kapitel 5.4.2) benutzt werden, da es sich in diesem Fall anbietet, die Reize nicht in Blöcken, sondern wie in den in dieser Arbeit durchgeführten Experimenten in randomisierter Folge darzubieten. Grund hierfür ist u.a. die resultierende Vergleichbarkeit der Ergebnisse mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit. Die Programmierung des Experiments sowie die Reizdarbietung werden, wie es auch in den bisherigen Experimenten der Fall war, mit Matlab realisiert. Die Analyse der Daten soll mit der Brain Voyager QXTM 1.9 Software (Brain Innovation, Maastricht) durchgeführt werden.

Vor dem Hauptexperiment soll zur Kartierung visueller Areale ein retinotopes Mapping (siehe Kapitel 5.4.1) durchgeführt werden, um einzelne visuelle Areale voneinander abzugrenzen und diese später in einer Region of Interest (ROI) Analyse zu verwenden. Es sollen frühe und späte visuelle Areale kartiert werden, um u.a. später Aktivitäten in frühen Arealen wie auch in höheren, wie dem für die Formerkennung relevanten LOC, Arealen feststellen zu können.

Der Aufbau des Hauptexperiments soll wie folgt aussehen:

Die Aufgabe der Probanden ist die Detektion von horizontalen und vertikalen, in einem Feld aus randomisiert angeordneten Gaborelementen, eingebetteten Ellipsen. Diese werden durch die Ausrichtung ihrer Elemente definiert. Die Ausrichtung der Ellipsen kann wie in der im ersten Experiment der ersten in der vorliegenden Arbeit dargestellten Studie tangential oder radial sein. Ein Zielreiz wird für 100 ms präsentiert. Insgesamt werden in der horizontalen Bedingung 200 Ellipsen (50 links, 50 rechts, 50 über und 50 unter dem Fixationskreuz), in der vertikalen Bedingung 200 Ellipsen (50 links, 50 rechts, 50 über und 50 unter dem Fixationskreuz) und in der Kontrollbedingung 400 keine Kontur enthaltende Gaborfelder präsentiert. Unmittelbar vor dem Hauptexperiment findet ein kurzes Training statt, um zu gewährleisten, dass die Probanden die Aufgabe verstanden haben und durchführen können. Weitere Einzelheiten wie ‚Jittern‘ (in diesem

Fall eine zeitliche Randomisierung der Stimulus Onsets) etc. sollen an dieser Stelle nicht ausgeführt werden.

Während des Hauptexperiments sollen die Augenbewegungen der Probanden gemessen werden, um die Fixation auf das Fixationskreuz in der Mitte der Reize zu kontrollieren (für eine Beschreibung des Verfahrens siehe Kapitel 5.4.3). Am Anfang des Hauptexperiments findet daher eine kurze Kalibrierung des Eyetrackers bzw. der Blickpositionen statt.

Die vorgesehene Anzahl von Probanden für dieses Experiment beträgt 10. Das Experiment soll in zwei Durchgängen durchgeführt werden, wobei in Ersterem (Dauer ca. 30 Minuten) visuelle Areale kartiert werden sollen, im zweiten der Hauptversuch (Dauer ca. 1 Stunde) durchgeführt werden soll.

Als Ergebnis wird u.a. erwartet, dass die Detektion von horizontalen und vertikalen Konturen zu unterschiedlichen neuronalen Antworten bzw. zu Aktivierungsunterschieden im LOC, aber auch schon in frühen visuellen Arealen (z. B. V1) führt. Ob dies der Fall ist kann durch Analysen und Vergleiche der hämodynamischen Antwortfunktionen (BOLD responses) für die verschiedenen Bedingungen in verschiedenen ROIs untersucht werden.

Die Ergebnisse der fMRT Studie werden zum Verständnis der in dieser Arbeit gefundenen Phänomene beitragen. Somit stellt die geplante fMRT Studie ein sinnvolles aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit generiertes Forschungsvorhaben dar.

Literaturverzeichnis

- Altmann, C. F., Bulthoff, H. H., & Kourtzi, Z. (2003). Perceptual organization of local elements into global shapes in the human visual cortex. *Curr Biol*, 13(4), 342-349.
- Anderson, J. R. (2001). *Kognitive Psychologie* (3 ed.): Spektrum Akademischer Verlag.
- Andreasen, N. (2002). *Brave New Brain. Geist, Gehirn, Genom* (1 ed.): Springer, Berlin.
- Apelle, S. (1972). Perception and discrimination as a function of stimulus discrimination: The 'oblique effect' in man and animals. *Psych. Bull.*, 78, 266-278.
- Bach, M. (1996). The Freiburg Visual Acuity test--automatic measurement of visual acuity. *Optom Vis Sci*, 73(1), 49-53.
- Bakin, J. S., Nakayama, K., & Gilbert, C. D. (2000). Visual responses in monkey areas V1 and V2 to three-dimensional surface configurations. *J Neurosci*, 20(21), 8188-8198.
- Beaudot, W. H., & Mullen, K. T. (2003). How long range is contour integration in human color vision? *Vis Neurosci*, 20(1), 51-64.
- Berger, H. (1929). Über das Elektrenkephalogramm des Menschen. *Arch. f. Psychiatr.*, 87, 527-570.
- Bilodeau, L., & Faubert, J. (1999). Global motion cues and the chromatic system. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 16(1), 1-5.
- Bortz, J. (1999). *Statistik für Sozialwissenschaftler* (5 ed.): Springer-Verlag Berlin and Heidelberg.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spat Vis*, 10(4), 433-436.
- Braun, J. (1999). On the detection of salient contours. *Spat Vis*, 12(2), 211-225.
- Busse, L., Katzner, S., Tillmann, C., & Treue, S. (2008). Effects of attention on

- perceptual direction tuning curves in the human visual system. *J Vis*, 8(9), 2 1-13.
- Camisa, J. M., Blake, R., & Lema, S. (1977). The effects of temporal modulation on the oblique effect in humans. *Perception*, 6(2), 165-171.
- Chelazzi, L., Miller, E. K., Duncan, J., & Desimone, R. (2001). Responses of neurons in macaque area V4 during memory-guided visual search. *Cereb Cortex*, 11(8), 761-772.
- Cohen, S., Ward, L. M., & Enns, J. T. (1999). *Sensation & Perception*: Harcourt College Pub.
- Coppola, D. M., Purves, H. R., McCoy, A. N., & Purves, D. (1998). The distribution of oriented contours in the real world. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 95(7), 4002-4006.
- Dayan, P., & Abott, L. F. (2001). *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems (Computational Neuroscience)* Mit Press.
- DeYoe, E. A., Carman, G. J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., et al. (1996). Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 93(6), 2382-2386.
- Donchin, E., Miller, G. A., & Farwell, L. A. (1986). The endogenous components of the event-related potential--a diagnostic tool? *Prog Brain Res*, 70, 87-102.
- Einhauser, W., Rutishauser, U., & Koch, C. (2008). Task-demands can immediately reverse the effects of sensory-driven saliency in complex visual stimuli. *J Vis*, 8(2), 2 1-19.
- Fahle, M., & Wehrhahn, C. (1991). Motion perception in the peripheral visual field. *Graefes Arch Clin Exp Ophthalmol*, 229(5), 430-436.
- Fechner, G. T. (1860). *Elemente der Psychophysik*: Leipzig: Breitkopf und Härtel, (Reprinted, Bristol: Thoemmes Press, 1999).
- Field, A. (2005). *Discovering Statistics Using SPSS* (2 ed.): Sage Publications.
- Field, D. J., Hayes, A., & Hess, R. F. (1993). Contour integration by the human visual

- system: evidence for a local "association field". *Vision Res*, 33(2), 173-193.
- Gazzaniga, M. S., Mangun, G. R., & Ivry, R. B. (1998). *Cognitive Neuroscience: The Biology of the Mind*: WW Norton & Co.
- Geisler, W. S., & Perry, J. S. (2009). Contour statistics in natural images: grouping across occlusions. *Vis Neurosci*, 26(1), 109-121.
- Geisler, W. S., Perry, J. S., Super, B. J., & Gallogly, D. P. (2001). Edge co-occurrence in natural images predicts contour grouping performance. *Vision Res*, 41(6), 711-724.
- Gilbert, C. D. (1992). Horizontal integration and cortical dynamics. *Neuron*, 9(1), 1-13.
- Gilbert, C. D. (1998). Adult cortical dynamics. *Physiol Rev*, 78(2), 467-485.
- Gilbert, C. D., & Wiesel, T. N. (1992). Receptive field dynamics in adult primary visual cortex. *Nature*, 356(6365), 150-152.
- Goldstein, E. B. (2002). *Wahrnehmungspsychologie* (2 ed.): Spektrum-Akademischer Vlg.
- Grill-Spector, K. (2003). The neural basis of object perception. *Curr Opin Neurobiol*, 13(2), 159-166.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Hendler, T., Edelman, S., Itzhak, Y., & Malach, R. (1998). A sequence of object-processing stages revealed by fMRI in the human occipital lobe. *Hum Brain Mapp*, 6(4), 316-328.
- Grill-Spector, K., & Malach, R. (2004). The human visual cortex. *Annu Rev Neurosci*, 27, 649-677.
- Hackley, S. A., Woldorff, M., & Hillyard, S. A. (1990). Cross-modal selective attention effects on retinal, myogenic, brainstem, and cerebral evoked potentials. *Psychophysiology*, 27(2), 195-208.
- Han, S., Jiang, Y., Mao, L., Humphreys, G. W., & Gu, H. (2005). Attentional modulation of perceptual grouping in human visual cortex: functional MRI studies. *Hum Brain Mapp*, 25(4), 424-432.

- Han, S., Jiang, Y., Mao, L., Humphreys, G. W., & Qin, J. (2005). Attentional modulation of perceptual grouping in human visual cortex: ERP studies. *Hum Brain Mapp*, 26(3), 199-209.
- Handy, T. C. (2004). *Event-Related Potentials: A Methods Handbook* (1 ed.): Mit Press.
- Hansen, T., & Neumann, H. (2008). A recurrent model of contour integration in primary visual cortex. *J Vis*, 8(8), 8 1-25.
- Hasnain, M. K., Fox, P. T., & Woldorff, M. G. (1998). Intersubject variability of functional areas in the human visual cortex. *Hum Brain Mapp*, 6(4), 301-315.
- Hermens, F., Luksys, G., Gerstner, W., Herzog, M. H., & Ernst, U. (2008). Modeling spatial and temporal aspects of visual backward masking. *Psychol Rev*, 115(1), 83-100.
- Herzog, M. H., Ernst, U. A., Eitzold, A., & Eurich, C. W. (2003). Local interactions in neural networks explain global effects in Gestalt processing and masking. *Neural Comput*, 15(9), 2091-2113.
- Hess, R. F., & Dakin, S. C. (1997). Absence of contour linking in peripheral vision. *Nature*, 390(6660), 602-604.
- Hess, R. F., & Dakin, S. C. (1999). Contour integration in the peripheral field. *Vision Res*, 39(5), 947-959.
- Hess, R. F., Hayes, A., & Field, D. J. (2003). Contour integration and cortical processing. *J Physiol Paris*, 97(2-3), 105-119.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol*, 160, 106-154.
- Huettel, S. E., Song, W., & McCarthy, G. (2009). *Functional Magnetic Resonance Imaging* (2 ed.): Palgrave Macmillan.
- Jonkman, L. M., Kemner, C., Verbaten, M. N., Van Engeland, H., Camffermann, G., Buitelaar, J. K., et al. (2000). Attentional capacity, a probe ERP study: Differences between children with attention-deficit hyperactivity disorder and

- normal control children and effects of methylphenidate. *Psychophysiology*, 37, 334-346.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H. & Jessell, T. M. (2000). *Principles of Neural Science*. (4 ed.): New York, McGraw-Hill.
- Kandel, E. R., & Wurtz, R. H. (2000). Constructing the Visual Image. In Kandel, E. R., Schwartz, J. H. & Jessell, T. M. : *Principles of Neural Science*. (4 ed.): New York, McGraw-Hill.
- Kapadia, M. K., Ito, M., Gilbert, C. D., & Westheimer, G. (1995). Improvement in visual sensitivity by changes in local context: parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron*, 15(4), 843-856.
- Kapadia, M. K., Westheimer, G., & Gilbert, C. D. (1999). Dynamics of spatial summation in primary visual cortex of alert monkeys. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96(21), 12073-12078.
- Key, A. P., Dove, G. O., & Maguire, M. J. (2005). Linking brainwaves to the brain: an ERP primer. *Dev Neuropsychol*, 27(2), 183-215.
- Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2000). Cortical regions involved in perceiving object shape. *J Neurosci*, 20(9), 3310-3318.
- Kourtzi, Z., Tolias, A. S., Altmann, C. F., Augath, M., & Logothetis, N. K. (2003). Integration of local features into global shapes: monkey and human fMRI studies. *Neuron*, 37(2), 333-346.
- Kovacs, I., & Julesz, B. (1993). A closed curve is much more than an incomplete one: effect of closure in figure-ground segmentation. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 90(16), 7495-7497.
- Kuai, S. G., & Yu, C. (2006). Constant contour integration in peripheral vision for stimuli with good Gestalt properties. *J Vis*, 6(12), 1412-1420.
- Lamme, V. A., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends Neurosci*, 23(11), 571-579.
- Lamme, V. A., Zipser, K., & Spekreijse, H. (1998). Figure-ground activity in primary visual cortex is suppressed by anesthesia. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 95(6), 3263-

3268.

- Li, W., Piech, V., & Gilbert, C. D. (2006). Contour saliency in primary visual cortex. *Neuron*, 50(6), 951-962.
- Li, Z. (1998). A neural model of contour integration in the primary visual cortex. *Neural Comput*, 10(4), 903-940.
- Lück, H. E., & Miller, H. (2006). *Illustrierte Geschichte der Psychologie*: Beltz.
- Luck, S. J. (2005). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*: Mit Press.
- Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J Neurophysiol*, 77(1), 24-42.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, 31(3), 291-308.
- Mandon, S., & Kreiter, A. K. (2005). Rapid contour integration in macaque monkeys. *Vision Res*, 45(3), 291-300.
- Mannion, D. J., McDonald, J. S., & Clifford, C. W. (2010). The influence of global form on local orientation anisotropies in human visual cortex. *Neuroimage*, 52(2), 600-605.
- Mannion, D. J., McDonald, J. S., & Clifford, C. W. (2010). Orientation anisotropies in human visual cortex. *J Neurophysiol*, 103(6), 3465-3471.
- Mansfield, R. J. (1974). Neural basis of orientation perception in primate vision. *Science*, 186(4169), 1133-1135.
- Marr, D., & Hildreth, E. (1980). Theory of edge detection. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 207(1167), 187-217.
- Mathes, B., & Fahle, M. (2007). Closure facilitates contour integration. *Vision Res*, 47(6), 818-827.
- Mathes, B., Trenner, D., & Fahle, M. (2006). The electrophysiological correlate of

- contour integration is modulated by task demands. *Brain Res*, 1114(1), 98-112.
- May, K. A., & Hess, R. F. (2007). Ladder contours are undetectable in the periphery: a crowding effect? *J Vis*, 7(13), 9 1-15.
- McMahon, M. J., & MacLeod, D. I. (2003). The origin of the oblique effect examined with pattern adaptation and masking. *J Vis*, 3(3), 230-239.
- Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 229(4715), 782-784.
- Moskowitz, A., & Sokol, S. (1985). Effect of stimulus orientation on the latency and amplitude of the VEP. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 26(2), 246-248.
- Mundhenk, T. N., & Itti, L. (2005). Computational modeling and exploration of contour integration for visual saliency. *Biol Cybern*, 93(3), 188-212.
- Naatanen, R. (1990). The role of attention in auditory information processing as revealed by event-related potentials and other brain measures of cognitive function. *Behav Brain Sci* 13, 201–288.
- Nugent, A. K., Keswani, R. N., Woods, R. L., & Peli, E. (2003). Contour integration in peripheral vision reduces gradually with eccentricity. *Vision Res*, 43(23), 2427-2437.
- Overtom, C. C., Verbaten, M. N., Kemner, C., Kenemans, J. L., van Engeland, H., Buitelaar, J. K., et al. (1998). Associations between event-related potentials and measures of attention and inhibition in the Continuous Performance Task in children with ADHD and normal controls. *J Am Acad Child Adolesc Psychiatry*, 37(9), 977-985.
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spat Vis*, 10(4), 437-442.
- Pernet, C., Basan, S., Doyon, B., Cardebat, D., Demonet, J. F., & Celsis, P. (2003). Neural timing of visual implicit categorization. *Brain Res Cogn Brain Res*, 17(2), 327-338.

- Pinel, J. P. J., & Boucsein, W. (2001). *Biopsychologie* (2 ed.): Spektrum Akademischer Verlag.
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychol Bull*, 124(3), 372-422.
- Regan, D. (1989). Orientation discrimination for objects defined by relative motion and objects defined by luminance contrast. *Vision Res*, 29(10), 1389-1400.
- Reisbeck, T. E., & Gegenfurtner, K. R. (1998). Effects of contrast and temporal frequency on orientation discrimination for luminance and isoluminant stimuli. *Vision Res*, 38(8), 1105-1117.
- Reynolds, J. H., Chelazzi, L., & Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *J Neurosci*, 19(5), 1736-1753.
- Rodiek, R. W. (1988). The Primate Retina. In H. D. Steklis & J. Erwin (Eds.), *Comparative Primate Biology Vol. 4 of Neurosciences* (pp. 203-278): New York: A.R. Liss.
- Roe, A. W., & Ts'o, D. Y. (1995). Visual topography in primate V2: multiple representation across functional stripes. *J Neurosci*, 15(5 Pt 2), 3689-3715.
- Sarris, V., & Reis, S. (2005). *Kurzer Leitfaden der Experimentalpsychologie*: Pearson Studium.
- Saxe, R., Brett, M., & Kanwisher, N. (2006). Divide and conquer: a defense of functional localizers. *Neuroimage*, 30(4), 1088-1096; discussion 1097-1089.
- Schendan, H. E., & Lucia, L. C. Object-sensitive activity reflects earlier perceptual and later cognitive processing of visual objects between 95 and 500ms. *Brain Res*, 1329, 124-141.
- Schneider, F., & Fink, G. R. (2007). *Funktionelle MRT in Psychiatrie und Neurologie*: Springer, Berlin.
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., et al. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional

- magnetic resonance imaging. *Science*, 268(5212), 889-893.
- Sigman, M., Cecchi, G. A., Gilbert, C. D., & Magnasco, M. O. (2001). On a common circle: natural scenes and Gestalt rules. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 98(4), 1935-1940.
- Stettler, D. D., Das, A., Bennett, J., & Gilbert, C. D. (2002). Lateral connectivity and contextual interactions in macaque primary visual cortex. *Neuron*, 36(4), 739-750.
- Tarokh, L. (2009). EEG oscillations induced by contour closure in a noisy visual field. *Behav Brain Res*, 196(1), 55-62.
- Tovée, M. J. (2008). *An Introduction to the Visual System* (2 ed.): Cambridge University Press.
- Trappenberg, T. P. (2002). *Fundamentals of Computational Neuroscience* (1 ed.): Oxford Univ Pr.
- Treue, S. (2003). Visual attention: the where, what, how and why of saliency. *Curr Opin Neurobiol*, 13(4), 428-432.
- Treutwein, B. (1995). Adaptive psychophysical procedures. *Vision Res*, 35(17), 2503-2522.
- Ursino, M., & La Cara, G. E. (2004). A model of contextual interactions and contour detection in primary visual cortex. *Neural Netw*, 17(5-6), 719-735.
- Warren Jr., W. H., Kay, B. A., Zosh, W. D., Duchon, A. P., & Sahuc, S. (2001). Optic flow is used to control human walking. *Nature Neuroscience*, 4, 213-216.
- Watson, A. B., & Pelli, D. G. (1983). QUEST: a Bayesian adaptive psychometric method. *Percept Psychophys*, 33(2), 113-120.
- Wertheimer, M. (1923). Laws of organization in perceptual forms. *First published as Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt II, in Psychologische Forschung*, 4, 301-350. Translation published in Ellis, W. (1938). *A source book of Gestalt psychology* (pp. 71-88). London: Routledge & Kegan Paul. .
- Westheimer, G. (1999). Gestalt theory reconfigured: Max Wertheimer's anticipation of

recent developments in visual neuroscience. *Perception*, 28(1), 5-15.

Williams, L. R., & Thornber, K. K. (2001). Orientation, scale, and discontinuity as emergent properties of illusory contour shape. *Neural Comput*, 13(8), 1683-1711.

Zhou, H., Friedman, H. S., & von der Heydt, R. (2000). Coding of border ownership in monkey visual cortex. *J Neurosci*, 20(17), 6594-6611.

Zimbardo, P. G., & Gerrig, R. J. (2008). *Psychologie* (18 ed.): PEARSON STUDIUM.

Abkürzungen

Physikalische Einheiten

cd/m ²	Candela pro Quadratmeter
Hz	Hertz
kΩ	Kilo Ohm
ms	Millisekunden
s	Sekunden
V	Volt
mV	Millivolt
μV	Microvolt

In den Studien generierte Abkürzungen

aC	alignment Contour (durch die Ausrichtung ihrer Elemente definierte Kontur)
cC	contrast Contour (durch den Unterschied des Luminanzkontrasts zwischen Konturelementen und Hintergrundelementen definierte Kontur)
eH	horizontale Ellipse
eV	vertikale Ellipse
mH	horizontaler Meridian
mV	vertikaler Meridian
sH	horizontale Bildschirmorientierung
sV	vertikale Bildschirmorientierung

Weitere Abkürzungen

2-AFC	2-alternative choice
4-AFC	4-alternative choice
ANOVA	Analysis of Variance / Varianzanalyse
BOLD Signal	Blood Oxygen Level Dependent Signal
CNS	central nervous system
CRT	cathode ray tube (Monitor)
d'	d strich: Parameter für die Unterscheidbarkeit von Verteilungen
DT	Detection Threshold (Schwellenwert/Wahrnehmungsschwelle)
EEG	Elektroenzephalographie
EKP	ereigniskorreliertes Potential
ERP	event related potential
fMRI	functional Magnetic Resonance Imaging
fMRT	funktionelle Magnet Resonanz Tomographie
LGN	Lateral Geniculate Nucleus (auch CGL: Corpus Geniculatum Laterale)
LOC	Lateral Occipital Complex
PNS	peripheres Nervensystem / peripheral nervous system
QUEST	Quick Estimate by Sequential Testing
ROC	Receiver-Operator-Characteristic
RT	Reaction Time (Reaktionszeit)
SEM	Standard Error of the Mean (Standardfehler)
SD	Standard Deviation (Standardabweichung)
SO	Stimulus Onset
TE	time of Echo: Echozeit im fMRT
TR	time of repetition: Wiederholzeit im fMRT
V1	primärer visueller Kortex (nachfolgende Areale aufwärts nummeriert, z.B. V2)
ZNS	zentrales Nervensystem

Danksagung

Unglaublich, wie schnell die Zeit vergeht. Nun sind über 3 Jahre vergangen seit ich anfang mich in Bremen wissenschaftlich mit der visuellen Informationsverarbeitung im menschlichen Gehirn zu beschäftigen. Jahre, in denen ich viel gelernt habe und in denen mich einige Menschen (und nicht zu vergessen eine Hündin :) in verschiedenster Form unterstützt und begleitet haben. Denen möchte ich auf diesem Wege danken. Allen voran meinem Doktorvater Prof. Dr. Manfred Fahle, durch den meine Dissertation in Bremen erst ermöglicht wurde. Ich danke für die Möglichkeit, am Institut für Human-Neurobiologie meine Doktorarbeit durchzuführen, für die methodische Vielfalt, die mir geboten wurde sowie für den Einstieg in das Gebiet der Psychophysik, für das Vertrauen, das in mich gesetzt wurde und für die Betreuung in den letzten Jahren. Unter der Anleitung von Prof. Dr. Fahle lernte ich viel über das wissenschaftliche Arbeiten und die Umwandlung von Ideen in konkrete Experimente. Mein ganz besonderer, nur schwer in Worte zu fassender Dank, geht an Dr. Udo Ernst. Einleitend möchte ich ein Gespräch mit Dr. Cathleen Grimsen zitieren, das wir zu Anfang meiner Zeit in Bremen führten und welches ich für erwähnenswert halte:

Marc: „*Wo finde ich Herrn Dr. Ernst?*“

Cathleen: „*Wie, wen suchst du?*“

Marc: „*Ich suche Dr. Udo Ernst.*“

Cathleen (lacht): „*Ach Udo meinst du!*“

Ich bedanke mich für die grossartige Betreuung und die Geduld, die aufgebracht werden musste, um einem Marc Schipper Matlab näher zu bringen, für die immer nette Umgangsart, das immer offene Ohr für auch triviale (zumindest für theoretische Physiker) Fragen und die vielen Denkanstösse, die er mir gegeben hat. Ohne zu übertreiben kann ich behaupten, dass ich im Lauf meiner gesamten Studienzeit von keinem anderen so viel gelernt habe, wie von Dr. Udo Ernst. Danke von ganzem Herzen. Ich denke er und Professor Fahle haben aus mir einen Wissenschaftler gemacht.

Und nun zu Cathleen. Ich danke Dr. Cathleen Grimsen, die in den letzten zwei Jahren meine Zimmergenossin war sowie meine kritischste Kollegin, für Ihre immer konstruktive Kritik, viele grossartige Denkanstöße und für die guten Antworten auf die vielen Fragen, die ich z. B. beim Einstieg in das Gebiet der Psychophysik hatte. Dr. Sirko Straube danke ich für die Einführung in die Elektroenzephalographie sowie für das Vertraut machen mit dem hiesigen EEG Labor und für die vielen wichtigen Diskussionen, die wir bezüglich meiner EEG Daten führten. Für die tolle Zusammenarbeit im EEG Labor, bei der Auswertung von ereigniskorrelierten Potentialen und der Vorbereitung von Seminaren danke ich Diplom Biologin Daniela Gledhill. Wir haben uns immer gegenseitig aufgebaut, wenn es mal nicht so gut aussah und sind mittlerweile richtig gute Freunde geworden. Sie als Kollegin zu haben und mit ihr zu arbeiten hat auf der einen Seite die Arbeit am Institut, auf der anderen Seite mein Leben bereichert. Ich danke B.Sc. Heiko Ivo Stecher und B. Sc. Vanessa Teiwes, die ich beide im Rahmen ihrer Bachelorarbeiten betreut habe, für die tolle Zusammenarbeit, es hat grossen Spaß gemacht mit ihnen zu arbeiten und sie haben beide erheblich zum Entstehen dieser Arbeit beigetragen. Maren Prass danke ich für die Hilfe bei der Planung und Durchführung der Kernspinstudie, ihre Ideen und Anregungen haben das experimentelle Design massgeblich beeinflusst! Ein grosses Dankeschön soll auch an Mona Bornschlegl gehen, mit der ich anfangs ein Büro im Altbau in der Argonnenstrasse teilte und mit der ich u.a. einen Matlab Kurs in England besuchte. Gemeinsam mit Cathleen bildeten wir sozusagen die psychologische Achse des Instituts. Ich denke wir haben gemeinsam viel gelernt und erlebt. Bei Diplom Physiker Dennis Trenner bedanke ich mich für die Hilfe bei Problemen mit der Programmierung sowie bei Hardwareproblemen, bei Diplom Biologe Torsten Stemmler für die vielen Gespräche, die wir über die Mechanismen des visuellen Systems geführt haben und die teilweise in Ideen für neue Fragestellungen resultierten. Herzlicher Dank soll auch an Manuela Jagemann und Agnes Janssen erreichen, die mir in verschiedenster Hinsicht zur Seite standen und viele administrative Aufgaben von mir fernhielten, auch über die Maße ihrer Pflichten hinaus. Weitere Dank geht an Melanie Löbe und Dr. Peter Erhard, mit denen ich viel Zeit im Kernspinkontrollraum verbrachte und die immer hilfsbereit und offen für meine Fragen waren. Ferner möchte ich mich bei B.Sc. Olliver Troike und Prof. Dr. Michael Koch bedanken, die sich beide bereit erklärt haben, Mitglieder meines Promotionsprüfungsausschusses zu sein. Dr. Sunita Mandon danke ich für hilfreiche Kommentare zu den im Rahmen dieser Arbeit entstandenen

Manuskripten. Den Physikern Christian Albers und Ingo Bathman möchte ich für die netten Pausengespräche danken, die wir oft nebst Zigarette führten. Für Anregungen bezüglich meiner Fragestellungen und Ratschlägen bezüglich der Präsentation meiner Ergebnisse möchte ich mich bei Prof. Dr. Pawelzik bedanken. Ein ganz grosses Dankeschön geht natürlich an die Versuchspersonen, die an meinen Experimenten teilgenommen haben, an denen ich elektrophysiologische Messungen durchführen durfte und die sich in den Kernspintomographen legten.

Grosser Dank gilt meinem Vater und Renate, die nie an mir zweifelten und mich in jeder Hinsicht unterstützt haben. Auch bei Teilen meiner Familie, insbesondere HeiMaTeFa und Gisela und Lübbo, sowie meinen Freunden bedanke ich mich für die Unterstützung, die sich immer wieder in verschiedensten Formen zeigte.

Ein ganz grosses Wuff an meine Hündin Maya, die es allein durch ihren Hundeblick schafft, mich aufzubauen, und mir so schon oft am Ende eines stressigen Tages den Abend rettete.

Zu guter Letzt danke ich meiner Freundin, Andrea Reck, für ihr Vertrauen und ihre Geduld sowie dafür, dass sie immer für mich da ist. Das ich bekannt dafür bin, immer ruhig und gelassen zu bleiben, auch in stressigen Situationen, ist wohl in hohem Maße ihr zu verdanken, denn sie gibt mir Sinn, Halt und macht mich zu einem glücklichen Menschen!

Danke!

Eigenständigkeitserklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig unter Hinzunahme der angegebenen Hilfsmittel und Quellen verfasst habe. Die der Arbeit zugrunde liegenden Studien habe ich selbst durchgeführt und ausgewertet. Sämtliche inhaltlich und wörtlich übernommenen Stellen sind als solche gekennzeichnet.

Ort, Datum

Unterschrift

Curriculum Vitae

Name: Marc Schipper

Date of Birth: 30.04.1979

Nationality: german

Lingua:

- german (native)
- english (fluent)
- spanish (intermediate)
- dutch (novice)



Scientific Education

2000 – 2004

Bachelor of Science in Cognitive Science

BSc. Thesis in Psycholinguistics / Cognitive Psychology:

The influence of visual perceptions on sentence understanding

Prof. Dr. F. Schmalhofer (Supervisor), Cognitive Psychology Department,
Institute for Cognitive Sciences, University of Osnabrück, Germany

2005 – 2007

Master of Science (research) in Behavioral and Cognitive
Neurosciences

MSc. Thesis 1 (minor thesis) in Experimental Cognitive
Psychology:

*Pushing the brain to enhance conscious perception: A study
investigating the influence of distracting mental activity on the
appearance of the attentional blink*

Dr. S. Martens (Supervisor), ERP Lab, NeuroImaging Center (NIC), School for
Beh. And Cogn. Neurosciences (BCN), University Medical Center Groningen
(UMCG) Rijksuniversiteit Groningen, The Netherlands

MSc. Thesis 2 (major thesis) in Clinical Neurophysiology:

*The correlation between EMG/force and brain activation during
submaximal contractions in patients suffering from multiple
sclerosis – a simultaneous EMG/fMRI study*

Prof. Dr. I. Zijdwind (Supervisor)

Department of Medical Physiology, BCN, UMCG, Rijksuniversiteit Groningen,
The Netherlands

Anhang: CV

2007 - present (05/2011)

PhD student (→ Dr.rer.nat.), Research: *Feature integration in the human visual cortex*

Prof. Dr. M. Fahle¹ and Dr. U. Ernst² (Supervisors)

Department for Human Neurobiology¹ and Department for Theoretical Neurophysics², Center for Cognitive Sciences, University of Bremen, Germany

starting 05/2011

Post-Doc Position

Center for Clinical Psychology and Rehabilitation
Biological Psychology Section

Semester Abroad

Summer Semester 2003

Facultad de Psicología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Spain

Courses in Developmental and Social Psychology, Language of Instruction: Spanish

Internships

03/ 2002

Prof. Dr. N. Schiller, Prof. Dr. Levelt, Language Production Group, Max Planck Institute for Psycholinguistics, Nijmegen, The Netherlands

03/2007

Prof. Dr. C. Keysers, Social Brain Lab, Neuroimaging Center, University Medical Center Groningen, Rijksuniversiteit Groningen The Netherlands

Teaching Experience

- 2003 – 2004 Department of Cognitive Psychology, University of Osnabrück
Teaching Assistant of Prof. Dr. Schmalhofer
- Cognitive Psychology Lecture
 - Cognitive Neuropsychology Seminar
 - Experimental Psychology Lab Course
 -
- 2007 – 2010 Department of Human Neurobiology, University of Bremen
- EEG course
 - Psychophysics and Electrophysiology Part of Human Neurobiology Lab Course
 - Journal Club Organization: Visual Neurosciences
 - Supervision of BSc. Students / BSc. Thesis Supervision
- 2004 – 2005 1 year full time position at Math & Co, Emden, Germany, a learning institute working with children suffering from learning disorders like e.g. dyscalculia/dyslexia
- performing neuropsychological tests with children (e.g. ZaReKi-R)
 - development of problem oriented courses and materials
-

Further Education

- 10/2003 Fall School in *Computational Linguistics*, Department of Computational Linguistics, Institute of Cognitive Sciences, University of Osnabrück, Germany
- 07/2005 Summer School *Clinical Neurology and Neurosurgery*, University Medical Center Groningen, Groningen, The Netherlands
- 02/2007 Spring School *Neurosensory and Cognitive Science in the North Hanse* Wissenschaftskolleg Delmenhorst, Carl von Ossietzky University Oldenburg and University of Bremen, Germany
- 05/2007 BCN EEG Course, School for Behavioral and Cognitive Neurosciences Groningen, The Netherlands

Anhang: CV

04/2006	BCN fMRI Course, School for Behavioral and Cognitive Neurosciences Groningen, The Netherlands
04/2008	Brain Voyager Course, Hanse Wissenschaftskolleg Delmenhorst Germany
01/2009	Matlab Course: <i>Using Matlab (and CRS) for Vision Science</i> Psychology Department, University of Durham, Durham, United Kingdom
09/2009	Summer School <i>Two Eyes – Two Ears – One system?</i> , Bad Bederkesa Carl von Ossietzky University Oldenburg, University of Bremen and Rijksuniversiteit Groningen, Germany and the Netherlands
09/2009	1st Bremen Rehovot Computational Neuroscience Workshop, Prof. Dr. K. Pawelzik & Prof. Dr. M. Tsodyks, Weizmann Institute of Science, Israel
06/2010	Diagnose und Therapie der Dyskalkulie. 52. Bremer Kinder Verhaltenstherapie Tage (KVT). Zentrum für klinische Psychologie und Rehabilitation, University of Bremen, Germany
03/2011	Latin American School for Education, Cognitive and Neural Sciences San Pedro de Atacama, Universidad de Chile, Chile

Memberships

GK	Gesellschaft für Kognitionswissenschaft e.V., German Society for Cognitive Sciences
NWG	Neurowissenschaftliche Gesellschaft e.V., German Neuroscience Society (GNS)
BGCN	Bernstein Group for Computational Neuroscience, Bremen, Germany

